NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK IN LEHRE UND FORSCHUNG
HERAUSGEGEBEN VON F. DOFLEIN UND K. T. FISCHER

WILHELM BENECKE

BAU UND LEBEN DER BAKTERIEN

NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK
IN LEHRE UND FORSCHUNG.
EINE SAMMLUNG VON LEHR- UND HANDBÜCHERN.

Herausgegeben von

Dr. F. DOFLEIN
Professor der Zoologie an der Universität Freiburg i. Br.

Dr. K. T. FISCHER
Professor der Physik an der Kgl. Technischen Hochschule in München

Diese Büchersammlung soll in wissenschaftlich strenger, kritischer, aber objektiver und nicht nur dem Fachmann verständlicher Darstellung das enthalten, was die Naturwissenschaften Positives geleistet haben und gegenwärtig leisten.

Gegenüber einer verflachenden Popularisierung der Naturwissenschaften und einer Überschätzung der Resultate einzelner Zweige derselben macht sich in ernsten Lehrer- und Laienkreisen das Bedürfnis nach einer gediegenen sachlichen Klarlegung ihrer Probleme und wirklichen Errungenschaften immer mehr geltend. Dieses Bedürfnis kann nur befriedigt werden, wenn die einzelnen Wissensgebiete von gründlichen Fachmännern dargestellt werden, die auf Grund ihrer wissenschaftlichen Tätigkeit mit den Quellen unseres positiven Wissens vertraut sind.

Redaktion und Verlag setzen sich das Ziel, in einer Serie von Lehr- und Handbüchern die großen Werte, welche im Stoffe und in der Methode der naturwissenschaftlichen Forschung, in den rein wissenschaftlichen Resultaten und in deren praktischen Anwendungen verborgen liegen, hervorzuheben und nutzbringend zu machen, damit es den Naturwissenschaften leichter werde, in unserem heutigen Leben den sehr nötigen und heilsamen Einfluß zu gewinnen, den jeder ernste, ehrliche Forscher an sich erfahren hat und gerne als ein Gemeingut aller sehen möchte.

Äußerlich wird die ganze Serie in zwei Hauptgruppen eingeteilt: in eine physikalisch-chemische und eine biologisch-erdgeschichtliche. Der Umfang der einzelnen Bände soll durchschnittlich 10 bis 25 Bogen betragen.

I. PHYSIK UND CHEMIE.

Redigiert von K. T. Fischer.

In dieser Abteilung werden die Ergebnisse der Forschung und die Problemstellungen unserer Zeit wissenschaftlich und sachlich im engen Anschluß an die Originalarbeiten von Spezialgelehrten im Zusammenhange dargestellt werden; eingehende Literaturnachweise und ausführliche Namen- und Sachregister, z. T. chronologisch geordnet, sollen diese Bände zu bequemen Nachschlagequellen gestalten. Damit der jeweils neueste Stand der Wissenschaft in dieser Handbuchserie Aufnahme finden kann, werden, soweit nicht Neuauflagen dies überflüssig machen, in Abständen von einem oder mehreren Jahren Ergänzungsbände erscheinen, so daß die Serie dauernd und vollständig über den wirklichen Fortschritt der Wissenschaft unterrichtet. Auf unwichtige Einzelheiten soll nicht weiter als mit einem Literaturhinweis eingegangen werden, da solche genügend leicht in den bekannten großen Handbüchern zu finden sind. Dafür kann alles Wesentliche mit der gebührenden Ausführlichkeit behandelt werden.

Geodäsie. Eine Anleitung zu geodätischen Messungen für Anfänger mit Grundzügen der direkten Zeit- und Ortsbestimmung. Von Dr.-Ing. H. Hohenner, Professor an der Techn. Hochschule zu Darmstadt. Mit 216 Fig. [XII u. 352 S.] gr. 8. 1910. In Leinwand geb. ℳ 12 —

Das Buch soll für die meisten technischen Zwecke ausreichen und zwischen den umfangreichen Handbüchern und den kleinen Leitfaden stehen. Deshalb wurden die Grundzüge der Wassermengen- und Wasserkraftmessung in Wasserläufen aufgenommen, und auch die Beschreibung einiger Methoden zur direkten (astronomischen) Bestimmung der geographischen Koordinaten von Punkten der Erdoberfläche sowie der Azimute terrestrischer Richtungen mit Hilfe des Theodolits wird manchem erwünscht sein. Der Beschreibung sowie der Berichtigung der Meßinstrumente ist verhältnismäßig viel Raum zugewiesen, weil erfahrungsgemäß das Entstehen unbrauchbarer Messungen am meisten durch ungenügendes Vertrautsein mit dem Meßgeräte begünstigt wird. Die Messungs- und Berechnungsarten sind durch viele Zahlenbeispiele erläutert, und auch an Figuren zur Unterstützung des Textes ist nicht gespart.

Lehrbuch der Physik. Nach Vorlesungen an der Technischen Hochschule zu München. Von Dr. H. Ebert, Professor an der Technischen Hochschule zu München. In 2 Bänden. I. Band. Mechanik. Wärmelehre. Mit 168 Abbildungen. [XX u. 662 S.] gr. 8. 1912. In Leinwand geb. ℳ 14.— [II. Band unter der Presse.]

Während für die Ausbildung der Universitätsstudenten in der Physik zahlreiche treffliche Begleitwerke zu den Vorlesungen vorhanden sind, fehlte bisher ein solches Lehrbuch für die jungen Ingenieure der verschiedensten Richtungen an einer technischen Hochschule. Diese Lücke füllt das vorliegende Buch von Ebert aus. Auswahl und Anordnung des Stoffes sind so getroffen, daß sich alles um diejenigen Allgemeinbegriffe gruppiert, welche bei der Anwendung der physikalischen Gesetze die Hauptrolle spielen: die Energie mit ihrem Erhaltungsgesetze und die Entropie mit dem Gesetze ihres unabänderlichen Anwachsens bei allen natürlichen Prozessen. Entsprechend der Vorbildung der jungen Ingenieure sind auch Differential- und Integralrechnung in elementarer Weise angewendet worden. Schon von Anfang an werden die in der Technik eingeführten Maßeinheiten zugrunde gelegt. Zahlreiche Übungsbeispiele sollen die Anwendungen der gefundenen Beziehungen bei technischen Aufgaben erläutern. Ausgiebig ist von den graphischen Methoden und Darstellungen Gebrauch gemacht worden.

In Vorbereitung befinden sich:

Radioaktivität. Von Professor Dr. Stefan Meyer und Prof. Dr. E. von Schweidler, Privatdozenten an der Universität Wien.

Brennstoffe, deren Vorkommen, Gewinnung und Anwendung. Von Dr. Gustav Schultz, Prof. an d. Techn. Hochschule München.

Elektrische Entladungen in Gasen. Von Dr. M. Töpler, Prof. a. d. Techn. Hochschule zu Dresden.

II. BIOLOGIE UND ERDGESCHICHTE.

Redigiert von F. Doflein.

Dieser Teil der Serie soll das Gebiet umfassen, welches man früher als dasjenige der „beschreibenden Naturwissenschaften" bezeichnete. Mit Absicht wurde diese althergebrachte Bezeichnung nicht gewählt, um dadurch eine wesentliche Tendenz unserer Bücherserie zum Ausdruck zu bringen. Auch in den biologischen und erdgeschichtlichen Lehr- und Handbüchern sollen die Gesetzmäßigkeiten im Naturgeschehen das Gerüst der Darstellung bilden. Nicht die Beschreibung vieler Einzelformen soll unser Ziel sein, sondern der Nachweis der Gesetze, welche die Vielheit der Formen beherrschen und in ihnen eine Einheit erkennen lassen.

Dabei wollen wir aber versuchen, die Gefahren zu vermeiden, denen die populäre Literatur so oft verfällt, indem sie oberflächlich und ungründlich wird. Unsere Lehr- und Handbücher sollen von dem Leser Arbeit und Hingabe verlangen; sie sollen ihm Tatsachen bieten, nicht ein künstliches Weltbild, welches nur durch Hypothesen zusammengehalten wird. Das ist gerade auf dem Gebiete der Biologie besonders notwendig.

Deswegen ist es erforderlich, daß in der Darstellung eine strenge Scheidung von Tatsachenmaterial und Theorien durchgeführt wird. Denn die Theorien, welche die Forschung in der Gegenwart bewegen, gehören in unser Programm. Nur wenn der Lernende erfährt, welche Probleme den Forscher in seiner Wissenschaft begeistern, welche Endziele eine Disziplin als Ganzes und in ihren Teilen sich gesetzt hat, wird er sie richtig verstehen und bewerten.

Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Von Geheimrat Dr. K. Goebel, Prof. an der Universität München. Mit 135 Abb. [VIII u. 260 S.] gr. 8. 1908. In Leinwand geb. ℳ 8.—

Das Buch gibt zum erstenmal eine ausführlichere Darstellung der bis jetzt vorliegenden Ergebnisse der experimentellen Pflanzenmorphologie und bringt zugleich eine Reihe neuer Untersuchungen des Verfassers in der Absicht, das Interesse für diesen Teil der Botanik auch in weiteren Kreisen anzuregen. Hat doch die experimentelle Behandlung der Gestaltungsverhältnisse in den letzten Jahrzehnten in der Biologie einen gewaltigen Aufschwung genommen. Die Pflanzen sind für solche Untersuchungen ganz besonders geeignet, weil sie viel „plastischer" sind als die Tiere.

Lehrbuch der Paläozoologie. Von Prof. Dr. Ernst Freiherr Stromer von Reichenbach, Privatdozent an der Universität München. In 2 Teilen. gr. 8. In Leinwand geb.

I. Teil: Wirbellose Tiere. Mit 398 Abbildungen. [X u. 342 S.] 1909. ℳ 10.—

II. Teil: Wirbeltiere. [Erscheint im Winter 1912.]

Der Verfasser war bemüht, im engsten Anschlusse an die besser bekannten und mehr gesicherten Resultate der Zoologie vor allem die Organisation der Tiere klarzulegen und auch ihre Lebensweise kurz zu erörtern. Es wurde Wert darauf gelegt, der allgemeinen Paläozoologie größeren Raum zu gewähren. So folgen im ersten Bande der kurzen Definition und Vorgeschichte der Wissenschaft eine ausführliche Darstellung der Erhaltungsbedingungen von Tierresten, eine Abhandlung über Skelettbildung und eine Klarlegung des Verhältnisses der Paläozoologie zu den anderen beschreibenden Naturwissenschaften. Im speziellen Teile werden dann die Stämme der Wirbellosen nach Bau, Einteilung, räumlicher und zeitlicher Verbreitung sowie in bezug auf die Stammesgeschichte besprochen. In dem zweiten Bande werden die Wirbeltiere ebenso behandelt. Den Schluß bildet eine Ergänzung der allgemeinen Paläozoologie.

Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Von Dr. S. von Prowazek, Zool. Assistent am Seemannskrankenhaus und Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg. Mit 51 Abbildungen. [IV u. 172 S.] gr. 8. 1910. In Leinwand geb. ℳ 6.—

Die wichtigsten Tatsachen, die sich auf die Physiologie der Protozoen beziehen, werden hier zum ersten Male in übersichtlicher Weise dargestellt. Gleichzeitig ist der Versuch gemacht, die neuesten Ergebnisse der Morphologie der Protozoen mit der Physiologie in Einklang zu bringen. Die Hauptkapitel sind derart abgefaßt worden, daß der der Protozoenbiologie Fernstehende sich über die wichtigsten Probleme der Kern- und Protoplasmaphysiologie, über Befruchtung, Vermehrung Ernährung und die verschiedenen Reizerscheinungen der Protozoen orientieren kann.

Planktonkunde. Von Prof. Dr. A. Steuer, Privatdozent an der Universität Innsbruck. Mit 365 Abbildungen und einer farbigen Tafel. [XVI u. 722 S.] gr. 8. 1910. In Leinwand geb. ℳ 26.—

Das vorliegende Werk bietet die erste wirklich umfassende Darstellung der Planktonkunde, dieses für Zoologen und Botaniker wie für den Geographen, Paläontologen und endlich auch den praktischen Fischer gleich wichtigen Gebietes. Fußend auf dem Boden eigener Forschung, und Heranziehung zahlreicher instruktiver Abbildungen, entwirft Verfasser hier ein allseitiges Bild des gesamten Gebietes. Wenn das Buch sich aber auch in erster Linie an die Lehrer und Studierenden der Naturwissenschaft wendet, so wird es doch auch der gebildete Laie mit Interesse zur Hand nehmen, ist doch die Form der Darstellung eine durchaus gemeinverständliche.

Bau und Leben der Bakterien. Von Dr. W. Benecke, Prof. a. d. Universität Berlin. Mit Abb. [XIII u. 650 S.] gr. 8. 1912. In Leinw. geb. ℳ 15.—

In dem vorliegenden Buch werden Gestalt, Zellenbau, Verwandtschaftsverhältnisse, allgemeine Lebensbedingungen, Reiz und Ernährungsphysiologie der Bakterien behandelt, sodann durch Schilderung einiger wichtiger Standorte sowie der geographischen Verbreitung die Bedeutung für den Haushalt der Natur und Menschheit dem Leser vor Augen geführt. Um auch solchen Lesern, denen naturwissenschaftliche Sonderkenntnisse abgehen, den Gebrauch des Buches zu ermöglichen, hat der Verfasser in einem einleitenden Abschnitt: „Einführung in die Lehre von den Bakterien" eine möglichst allgemein verständliche Darstellung von Bau und Leben der Bakterien gegeben und so den Rahmen gefügt für die eingehenderen Ausführungen der folgenden Abschnitte, die dem biologisch geschulten Leser ein Bild von der rüstig vorwärtsschreitenden bakteriologischen Wissenschaft und ihrer Bedeutung für die Kenntnis der Lebenserscheinungen im allgemeinen geben. Ein eingehendes Namen- und Sachregister wird den Gebrauch des Buches erleichtern.

In Vorbereitung bzw. unter der Presse (*) befinden sich zunächst folgende Bände:

Einleitung in die Erkenntnistheorie für Naturwissenschaftler. Von Dr. H. Cornelius, Professor an der Univ. München.

Blütenbiologie als exakte Wissenschaft. Von Privatdoz. Dr. A. Günthart in Zürich.

Zellen- und Befruchtungslehre. Von Dr. R. Hertwig, Prof. a. d Universität München.

Biologie. Von Dr. R. Hesse, Professor der Zoologie an der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, und Dr. F. Doflein, Professor an der Universität Freiburg i. Br.

Die Wale. Eine Einführung in die Säugetierkunde. Von Dr. W. Kükenthal, Professor an der Universität Breslau.

Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Von Dr. O. Maas, Professor an der Universität München.

Stammesgeschichte der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung d. Kryptogamen. Von Dr. A. Pascher, Privatdozent an der Universität Prag.

Allgemeine Wirtschaftsgeographie. Von Dr. K. Sapper, Prof. a. d. Univ. Straßburg i. E.

Die Redaktion steht außerdem noch mit einer größeren Anzahl von Gelehrten zwecks Abfassung weiterer Bände auf den einschlägigen Gebieten in Verhandlung.

MBL/WHOI
0 0301 0021068 8

NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK
IN LEHRE UND FORSCHUNG

EINE SAMMLUNG VON LEHR- UND HANDBÜCHERN

HERAUSGEGEBEN VON

Dr. F. DOFLEIN UND **Dr. K. T. FISCHER**

O. PROF. DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. BR.

A. O. PROF. DER PHYSIK AN DER KGL. TECHN. HOCHSCHULE IN MÜNCHEN

BAU UND LEBEN DER BAKTERIEN

VON

WILHELM BENECKE

A. O. PROF. AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

LEIPZIG UND BERLIN

DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER

1912

BAU UND LEBEN DER BAKTERIEN

VON

WILHELM BENECKE

A. O. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

W. H. O. I.
WOODS HOLE. MASS.

MIT 105 ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1912

COPYRIGHT 1912 BY B. G. TEUBNER IN LEIPZIG.

ALLE RECHTE, EINSCHLIESSLICH DES ÜBERSETZUNGSRECHTS, VORBEHALTEN.

Vorwort.

Es ist meine Absicht, in dem vorliegenden Buch den heutigen Stand der Wissenschaft vom Bau und vom Leben der Bakterien zu schildern unter besonderer Berücksichtigung derjenigen Probleme, deren bakteriologische Bearbeitung der gesamten Lehre vom Leben zugute gekommen ist und ihr aller Voraussicht nach auch in der Zukunft noch reiche Anregung geben wird. Dabei soll nicht nur die rein wissenschaftliche Bedeutung der Bakterien zur Geltung gebracht, sondern auch die Rolle, die sie im Haushalt des Menschen spielen, gewürdigt werden, allerdings mit der ganz wesentlichen Einschränkung, daß die Krankheitserreger des Menschen als Gegenstände einer bakteriologischen Sonderwissenschaft, in welcher ich mich nicht heimisch fühle, eine nur ganz gelegentliche Berücksichtigung finden.

In der Absicht, mein Buch nicht nur solchen Lesern, welchen die Probleme der Biologie wohl vertraut sind, sondern auch solchen, denen biologische Einzelkenntnisse abgehen, nutzbar zu machen, habe ich eine möglichst allgemein verständliche Einleitung vorausgeschickt, die einen Überblick über unser Wissen von den Bakterien gibt. Aus dem gleichen Grund habe ich auch in den späteren Kapiteln an manchen Stellen etwas weniger vorausgesetzt, als sonst erforderlich gewesen wäre; ich hoffe, daß ich meinen Zweck erreicht habe, ohne die Einheitlichkeit der Darstellung allzusehr zu schädigen.

Ich bin mir darüber klar, daß ich ganz auf den Schultern anderer Forscher stehe, die vor mir Bücher von ähnlichem Charakter herausgegeben haben, ohne daß es möglich gewesen wäre, die aus diesen vielfach unbewußt übernommene Anregung in den Literaturzitaten vollständig zum Ausdruck zu bringen. Ich denke in erster Linie an Alfred Fischers Vorlesungen über Bakterien, sodann an die Werke von Migula, sowie von Schmidt und Weis; auch sei hier der Atlas und Grundriß der Bakteriologie von Lehmann und Neumann genannt, aus dem ich mir mit Vorliebe Rat geholt habe in Fragen der medizinischen Schwesterdisziplin.

Das Manuskript lag im Januar des vorigen Jahres abgeschlossen vor. Die seither erschienene Quellenliteratur habe ich nachträglich nur

noch zum Teil berücksichtigen können.[1]) Als zwei größere zusammenfassende Darstellungen, die mir zu Gesicht kamen, als mein Manuskript schon im wesentlichen fertig war, nenne ich F. Löhnis, Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie, Berlin 1910, und W. Kruse, Allgemeine Mikrobiologie, Leipzig 1910. Das Buch von Löhnis habe ich nicht mehr benutzt, möchte aber an dieser Stelle auf dieses inhaltreiche Werk hinweisen. Das Krusesche Werk habe ich nachträglich noch an einigen Stellen zu Rate gezogen, wie sich aus den Literaturzitaten ergibt.

Die Abbildungen sind zum kleinsten Teil Originale, zum größten Teil den Werken anderer Autoren, deren Namen in der Figurenerklärung vermerkt ist, entnommen.

Charlottenburg, im März 1912.

W. Benecke.

1) Die Arbeit Uhlela's (Diss. Straßburg i. E., 1911) konnte ich für die Darstellung der Geißelbewegung (Kap. V) nicht mehr verwerten.

Inhalt.

Kapitel I.

Seite

Einführung in die Lehre von den Bakterien 1

Infuse als Standorte von Mikroorganismen. — Fäulnis, Verwesung, Gärung als Folge der Lebenstätigkeit von Kleinlebewesen. — Mikroflora und -fauna von Infusen: Ciliaten, Amöben, Flagellaten, grüne und blaugrüne Algen, Sproß- und Schimmelpilze, Bakterien. — Kurze Beschreibung von Zellform, Zellteilung, Koloniebildung, Sporenbildung der Bakterien. — Ernährungsweise der Bakterien, Kampf ums Dasein in der Welt der Mikroorganismen. — Dimensionen der Bakterien. — Bedeutung der Bakterien für den Kreislauf der Stoffe auf Erden.

Kapitel II.

Die Kulturmethoden der Bakteriologie 50

Begriff der Reinkultur und Einzellkultur. — Notwendigkeit der dauernden Kontrolle. — Gallertige Nährböden. — Gieß- und Sprühplattenmethode. — Tuschepunktmethode. — Tröpfchen- und Adhäsionskultur. — Form und Struktur der aufgelagerten und eingesenkten Kolonien. — Sekundäre Kolonien. — Riesenkolonien. — Auxanogramme. — Stich- und Strichkulturen. — Anhäufungsmethoden, elektive Nährlösungen. — Züchtung und Beobachtung von Bakterien unter möglichst natürlichen Bedingungen.

Kapitel III.

Morphologie der Bakterienzelle, I 78

Mikroskopische Beobachtung der Bakterienzelle; Zellsaft, Zellwand, Protoplasma. — Die Bakterienzelle als osmotisches System. — Turgor und Plasmolyse. — Höhe des osmotischen Drucks in der Bakterienzelle. — Plasmolysierbare und nicht plasmolysierbare Bakterien. — Abweichend gebaute Bakterienformen (Pellicula bei Schleimbakterien). — Dicke und Struktur der Bakterienzellwand; Gallert- und Schleimbildung, Kapseln und Scheiden. — Bakterienblasen. — Bedeutung der Gallertbildungen. — Chemie der Gallerten und Schleime. — Bau des Protoplasmas. — Wabenstruktur. — Chemie des Protoplasmas.

Kapitel IV.

Morphologie der Bakterienzelle, II 107

Die Bakterien besitzen keine Chromatophoren. — „Grüne Bakterien". Besitzen die Bakterienzellen einen Zellkern? — Fixier- und Färbemetho-

40376

Seite

den (Gramfärbung, Säurefestigkeit, Lebendfärbung). — Hypothese von der Kernlosigkeit der Bakterienzelle. — Annahme von einem oder mehreren Kernen in der Bakterienzelle. — Annahme eines Chromidialsystems oder Schraubenbandes als Kernäquivalentes. — Bedeutung der Zellkernfrage für phylogenetische Spekulationen. — Chromatinkörnchen bei *Beggiatoa*. — Untersuchung der Schleimbakterien auf Kerne.

Kapitel V.

Morphologie der Bakterienzelle, III 128

Mikroskopisch sichtbare Reservestoffe in der Bakterienzelle: Volutin, dessen Unterscheidung von Chromatin. — Metachromatische Körnchen. — Fetttropfen. — Iogen. — Glykogen. — Amylin. — Polkörnchen. — Abhängigkeit der Reservestoffe von spezifischen und von Außenbedingungen. — Farbstoffe. — Bewegungsweise und Schnelligkeit der Bakterien. — Form und Anheftung der Geißeln. — Lateral und polar begeißelte, monotriche und lophotriche Formen. — Mechanik der Geißelbewegung. — Kriechbewegung bei *Beggiatoa, Thiothrix* und Schleimbakterien. — Kolonien, die als Ganzes beweglich sind.

Kapitel VI.

Morphologie der Bakterienzelle, IV 154

Mikroskopische Beobachtung der Zellteilung. — Querwandbildung bei stäbchenförmigen Bakterien. — Zellteilung der Schleimbakterien, der Spirillen und der Kugelbakterien. — Plasmodesmen. — Zellteilung und Wachstum bei Fadenbakterien. — Echte und falsche Verzweigung. — Teilungsgröße. — Polarität. — Teilungsschnelligkeit. — Bedingungen der Sporenbildung. — Form der Mutterzelle und Vorgänge in der Mutterzelle vor und während der Sporenbildung. — Verhalten der als Kerne oder Kernäquivalente betrachteten Gebilde während der Sporenbildung. — Bau der reifen Spore. — Sporenfärbung. — Sporenbildung bei *Bac. Bütschlii* und *sporonema*. — Autogamie. — Sporenkeimung. — Arthrosporen der Schleimbakterien. — Schwärmsporen und Konidien bei Fadenbakterien. — Chlamydosporen bei Bakterien. — Mikroskopische Beobachtung des Entwicklungsganges einiger Bakterienformen.

Kapitel VII.

Systematik der Bakterien 186

Aufbau des Bakteriensystems auf morphologischer Grundlage. — Haplobakterien, Desmobakterien. — Coccaceae, Bacillaceae, Rhodobacteriaceae, Mycobacteriaceae, Myxobacteriaceae, Desmobacteriaceae. — Bakteriensystematik auf physiologischer Grundlage. — Zulässigkeit der Benennung von Bakterien mit Bezugnahme auf physiologische Leistungen. — Heranziehung physiologischer Merkmale zur Bestimmung und Wiedererkennung der Arten.

Kapitel VIII.

Variabilität und Stammesgeschichte der Bakterien 212

Variabilität morphologischer und physiologischer Eigenschaften. — Bei-

Seite

spiele für Abänderungen, die durch bestimmte Außenbedingungen hervorgerufen werden und wieder verschwinden, sobald oder einige Zeit nachdem diese Bedingungen aufhören zu wirken. — Abhängigkeit der Zellform, Sporengröße, Nahrungsansprüche, Enzymbildung, Schleimproduktion von Außenbedingungen. — Beispiele für Abänderungen, die, durch äußere Bedingungen hervorgerufen, auch dann wieder verschwinden, wenn die betr. Bedingungen weiterwirken. — Beispiele für künstlich hervorgerufene, erblich konstant bleibende Abänderungen der Farbstoffbildung, des Verhaltens gegen Nährstoffe, der Schleimbildung, der Sporengröße, der Beweglichkeit. (Bakterienmutationen.) — Verwandtschaftliche Beziehungen der Bakterien untereinander und mit den Spaltalgen, Flagellaten, höheren Pilzen.

Kapitel IX.

Allgemeine Lebensbedingungen der Bakterien, I 247

Beziehungen der Bakterien zur Temperatur; thermophile, psychrophile, mesophile Bakterien. — Verschiebung der Kardinalpunkte der Temperatur. — Abtötung durch extreme Temperaturen. — Kälteresistenz, Hitzeresistenz. — Abhängigkeit der Hitzeresistenz von Wassergehalt und andern Bedingungen. — Widerstandskraft der vegetativen Zellen, der Sporen. — Supramaximale und ultramaximale Temperatur. — Spezifische Unterschiede. — Grund der Hitzeresistenz liegt in einer unbekannten Eigenschaft des Protoplasmas. — Gesetzmäßige Beziehungen zwischen den Tötungszeiten der Sporen einer Art bei verschiedenen Temperaturen. — Beziehungen der Bakterien zum freien Sauerstoff. — Aerobe, anaerobe und fakultativ anaerobe Arten. — Notwendigkeit, die Sauerstoffkonzentration zu berücksichtigen. — Bestimmung der drei Kardinalpunkte der Sauerstoffkonzentration für verschiedene Arten. — Aerophile und aerophobe Bakterien. — Frage der Anpassungsfähigkeit an andere Sauerstoffkonzentrationen. — Förderung luftscheuer Arten durch Sauerstoffspuren. — Formative Wirkungen des Sauerstoffs bzw. Sauerstoffentzugs. — Mischkulturen von Aeroben und Anaeroben. — Lockere Bindung von Sauerstoff durch Farbstoffbakterien. — Technik der Anaerobenzüchtung. — Leuchtbakterienmethode.

Kapitel X.

Allgemeine Lebensbedingungen der Bakterien, II 279

Abhängigkeit des Bakterienlebens vom Wassergehalt der Umgebung. — Austrocknungsfähigkeit von vegetativen Zellen und Sporen. — Wachstumsfähigkeit bei behinderter Wasserzufuhr. — Abhängigkeit von der osmotischen Eigenschaft des Substrates. — Halophile Bakterien. — Spezifische Salzwirkungen. — Geißelstarre, bedingt durch Salzgehalt des Nährbodens. — Balancierte Lösungen. — Wirkung von Giften. — Stimulierende Wirkung kleiner Giftmengen. — Hemmende und abtötende Wirkung von Giften. — Abhängigkeit der Giftwirkung vom Lösungszustand und von der Löslichkeit der Gifte. — Auswählende Löslichkeit. — Bildung giftiger und förderlicher Stoffwechselprodukte. — Deren isantagonistische und heterantagonistische Wirkung. — Abhängigkeit des

Seite

Bakterienlebens von der Bestrahlung (Licht-, Röntgen-, Radiumstrahlen). — Wechselseitige Beeinflussung von Mikroorganismen. — Infusorien, Amöben, Schleimpilze und Verwandte als Bakterienfresser.

Kapitel XI.

Die Reizbewegungen der Bakterien 305

Phototaxis der Purpurbakterien. — Chemotaxis der Bakterien; Aerotaxis. — Atmungsfiguren und Bakterienniveaus. — Osmotaxis und Geotaxis. — Unterdrückung der Perzeption bei erhalten bleibender Reaktionsfähigkeit infolge Einwirkung von Narcoticis. Durch Narcotica können bestimmte Reizbarkeiten ausgeschaltet werden, wenn andere noch erhalten bleiben. — Unterschiedsschwelle. — Webersches Reizgesetz. — Stoffe, die sich in ihrer Wirkung gegenseitig nicht abstumpfen, lösen verschiedene Perzeptionsakte aus. — Begriff der Reizwertigkeit. — Stimmungsänderungen. — Experimentell hervorgerufene Umstimmungen. — Abhängigkeit der Reizbarkeit durch gewisse Stoffe von der chemischen Reaktion des Mediums. — Sind Bakterien oder Menschen empfindlicher? — Biologische Bedeutung der Reizbewegungen. — Hinweis auf Reizbewegungen von Bakterienfressern.

Kapitel XII.

Einleitung in den Stoffwechsel der Bakterien. Assimilation der Nährsalze 343

Assimilation und Dissimilation. — Elementaranalyse. — Trockengewicht und Frischgewicht der Bakteriensubstanz. — Wahlvermögen der Bakterien. — Die zur Ernährung unerläßlichen Grundstoffe. — Autotrophie, Heterotrophie, Prototrophie. — Aufnahme des Phosphors, Schwefels, Magnesiums, Kaliums. — Ersetzbarkeit des Kaliums durch Rubidium und Cäsium. — Natrium, Aluminium, Kieselsäure, Kalzium und Eisen als Reizstoffe. — Vergleich des Bedürfnisses der Bakterien an Mineralsalzen mit dem höherer Pflanzen.

Kapitel XIII.

Assimilation der Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen durch heterotrophe Bakterien 360

Als Stickstoffquellen kommen in Betracht: Eiweißstoffe und deren Spaltungsprodukte, andere organische Stickstoffverbindungen, Ammoniumsalze, salpetrigsaure und salpetersaure Salze. Als Kohlenstoffverbindungen außer den eben schon genannten: Kohlehydrate, Fette, Alkohole, organische Säuren, zyklische Verbindungen. — Beispiele für Nährlösungen. — Multivore Bakterien und Spezialisten. — Pepton- und Amidbakterien. — Pepton-, Amid-, Ammon-, Nitrit-, Nitrat-, Kohlenstoffbakterien. — Elektion organischer Nährstoffe. — Enzyme. — Eiweißfäulnis. — Verarbeitung von Kohlehydraten (Zellulose, Pektin, Agar), Fetten, Chitin, niedrigen organischen Säuren.

Kapitel XIV.

Die Dissimilationserscheinungen heterotropher Bakterien. 388

Dissimilation als Betriebskraft liefernder Vorgang. — Dissimilation bei

Seite

Aeroben. — Gaswechsel derselben. — Verhalten bei Sauerstoffentzug. — Dissimilation der fak. anaeroben und der anaeroben Bakterien. — Welche Stoffe werden dissimiliert? — Atmungsenzyme. — Verschiebung der Nahrungsansprüche mit dem Maß des Sauerstoffzutritts. — Einige auffallende Endprodukte der Atmung. — Energetische Betrachtung der Dissimilation. — Erwärmung infolge der Dissimilationsvorgänge. — Denitrifikation und Desulfuration. — Leuchtbakterien.

Kapitel XV.

Die Gärungserscheinungen 416

Gärungen sind Dissimilationsvorgänge, die den Gärungserregern Betriebskraft und außerdem Kampfstoffe liefern. — Die alkoholische Gärung. — Die Buttersäuregärung. — Die Milchsäuregärung. (Die Arten der Milchsäurebakterien. Lab- und Säurewirkung. Kefir, Airan, Mazun, Yoghurt usw. Teiggärung. Bakterienflora der Milch, Milchsäurebakterien im Magen und Darmtraktus höherer Wesen.) — Die Essigsäuregärung. (Bieressig-, Weinessigbakterien. Bakterien der Schnellessigfabrikation.) — Harnstoffvergärung. — Einige andere als Gärungen bezeichnete bakterielle Umsetzungen.

Kapitel XVI.

Autotrophie des Kohlenstoffs, sowie andere eigenartige Stoffwechselerscheinungen 451

Wesen und Bedeutung der Autotrophie. — Obligat und fakultativ autotrophe Bakterien. — Die wasserstoffoxydierenden Bakterien. — Die Methanbakterien. — Kohlenoxydverarbeitende Bakterien. — Die Nitrifikation: Nitroso- und Nitrobakterien. — Die Schwefelbakterien: Schwefelbakterien ohne Schwefeleinschlüsse; denitrifizierende Schwefelbakterien; Bakterien mit Schwefeleinschlüssen in den Zellen. — Die Purpurbakterien. — Die Eisenbakterien.

Kapitel XVII.

Die stickstoffbindenden Bakterien 499

Freilebende, stickstoffbindende Bakterien: *Azotobacter chroococcum* und Verwandte. — Bedingungen der Stickstoffbindung. — *Clostridium Pasteurianum*, dessen Beziehung zu andern Buttersäurebakterien (*Cl. Americanum* u. a.). — Einige andere als Stickstoffbinder angesprochene Bakterien (*Bac. asterosporus* usw.). — Erfahrungen an Mischkulturen von stickstoffbindenden mit andern Bakterien. — Die Knöllchenbakterien der Leguminosen. — Entstehung und Bau der Knöllchen. — Reinzucht der Knöllchenbakterien. — Bakteroidenbildung. — Versuche, die Stickstoffbindung durch Reinzuchten von Knöllchenbakterien zu erweisen. — Wesen des Zusammenlebens der Bakterien mit den Leguminosen, Symbiose oder Kampfverhältnis? — Artverschiedenheit der Knöllchenbakterien. — Stickstoffbindung durch Nicht-Leguminosen.

Kapitel XVIII.

Vorkommen und Verbreitung der Bakterien auf der Erde 531

Bakterienökologie und Bakteriengeographie im Vergleich mit der Ökologie

Seite

und Geographie höherer Gewächse. — Vorkommen der Bakterien in der Luft. — Der Boden als Standort der Bakterien; Bakterien im durchlüfteten und im schlammigen Boden, in jungfräulichem Boden, auf Berggipfeln, im humusreichen Boden der Wälder. — Das Wasser als Standort von Bakterien. — Was sind Wasserbakterien? — Bedeutung der Bakterienflora des Wassers zur Beurteilung des Reinheitsgrades der Wässer. — Bakterien der Wasserleitungen. — Bakterien als Bewohner von Orten mit sehr hoher und sehr niedriger Temperatur. — Verbreitung der Bakterienarten auf der Erde. — Kosmopoliten und Nicht-Kosmopoliten. — Veränderung des Verbreitungsareals der einzelnen Arten.

Kapitel XIX.

Die Bakterien des Ackerbodens, der Wiesen und der Wälder 559

Die Bakterien des Ackerbodens. — Die Methoden der Agrikulturbakteriologie: Plattenzählmethode, Kohlensäuremethode, Bakterienleitgruppen. Zahl der Bakterien im Ackerboden. — Bedeutung der Bakterien für die Lockerung des Bodens. — Für den Kreislauf der Phosphorsäure. — Bakterien bei der Brache. — Nitrifizierende, denitrifizierende und stickstoffbindende Bakterien in ihrer Bedeutung für den Landmann. — Bodenmüdigkeit. — Bakteriologie der Wiesen und Moore. — Bakteriologie des Waldbodens.

Kapitel XX.

Die Bakterien des Meeres. Bakterien als Bewohner von andern Lebewesen 597

Bakterien des Benthos. — Bakterien des Strandes, der Strandablagerungen, der hemipelagischen Ablagerungen und der Tiefseeablagerungen. — Bakterien des Planktons. — Die Bedeutung der Bakterien für den Kreislauf der Stoffe im Meer. — Diskussion der Rolle der Bakterien, die sich am Kreislauf des Stickstoffs im Meer beteiligen — Bakterien als Bewohner von lebenden Pflanzen. — Epiphytische und endophytische Bakterien. — Bakterien als Erzeuger von Gallen. — Bakterien in ameisen- und insektenfressenden Pflanzen. — Pflanzliche Bakteriosen. — Bakterien als Bewohner von lebenden Tieren undMenschen. — Bakteriosen von Kaltblütern. — Hinweis auf die Bakteriosen des Menschen. — Schluß.

Namenregister 628

Sachregister 632

In den Literaturzitaten bedeutet B. C.: Zentralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. — K. J.: Kochs Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den Gärungsorganismen. — Die anderen Abkürzungen sind ohne Erläuterung verständlich. — Wenn hinter dem Namen eines Autors nicht auf die Originalarbeit, sondern auf ein Referat hingewiesen ist, so soll das besagen, daß ich diese Arbeit lediglich aus dem betr. Referat kenne und das Original nicht eingesehen habe.

Kapitel I.

Einführung in die Lehre von den Bakterien.

Mag heutigen Tages noch so viel von *Bakterien* geredet werden, die große Mehrzahl unserer Mitmenschen kennt von ihnen doch nicht viel mehr, als nur den Namen. Und wir, deren Absicht es ist, uns durch die hier folgenden Ausführungen zuerst mit den Grundzügen der wissenschaftlichen Bakteriologie vertraut zu machen und sodann die Probleme kennen zu lernen, bei deren Bewältigung heutigentages die Bakteriologen miteinander wetteifern, wollen uns fürs erste gleichfalls auf diesen Standpunkt des Nichtwissens stellen; indem wir von einigen möglichst einfachen Beobachtungen ausgehen, versuchen wir zunächst uns ein in ganz allgemeinen Zügen gehaltenes Bild von dem Körperbau und von der Lebenstätigkeit der Bakterien, zu welchen bekanntlich die kleinsten aller bis heute bekannten Lebewesen zu zählen sind, zu entwerfen. Erst wenn wir auf diese Weise den Rahmen gefügt haben, innerhalb dessen sich die späteren Betrachtungen abspielen sollen, wollen wir den Versuch wagen, etwas tiefer in die Geheimnisse der bakteriologischen Wissenschaft einzudringen.

Wir dürfen nun für unsere Zwecke die Bakterien nicht etwa ausschließlich in den Arbeitsräumen der Forscher oder in den Krankenzimmern aufsuchen, überhaupt nicht lediglich in Räumlichkeiten, die der menschliche Haushalt sich geschaffen hat, vielmehr gilt es vor allem ihnen nachzuspüren draußen in der freien Natur. Freilich sind wir fast immer gezwungen, sie unter genau bestimmbaren, darum nicht ganz natürlichen Bedingungen im Laboratorium zu untersuchen, weil wir nur auf diese Weise unseren Kenntnissen eine sichere Grundlage geben können, doch dürfen wir nie vergessen, daß wir sie auch im Freien oder doch unter solchen Bedingungen beobachten müssen, die ihren natürlichen Standortsbedingungen möglichst genau nachgebildet sind. Nur so werden wir sie allseitig kennen lernen und uns von dem durchaus einseitigen Standpunkt fernhalten, als kämen die Bakterien nur in Beziehung zu den Freuden und Leiden des menschlichen Daseins in Betracht. Wir werden vielmehr sehen, daß sie, mögen sie auch noch so häufig dem Menschen als Freunde zur Seite oder als Feinde

gegenübertreten, doch auch losgelöst von aller menschlichen Tätigkeit, außer der rein wissenschaftlichen, Interesse erwecken, daß sie berufen sind, die allermannigfaltigsten Aufgaben zu erfüllen draußen in der Natur, die uns umgibt.

Nun zur Sache. Wir beginnen mit dem Versuch, uns einen Einblick in das Leben der Bakterien unter möglichst naturgemäßen Bedingungen zu verschaffen, und können zu diesem Behuf so vorgehen, daß wir uns einen *Infus* herstellen: Eine Hand voll Heu, die Leiche eines kleinen Säugetiers oder andere beliebige Reste von Pflanzen oder Tieren, d. h. irgend etwas, das, wie der Chemiker sagt, zum großen Teil aus organischen, zum kleinen aus anorganischen Stoffen besteht, übergießen wir in einem Glasgefäß mit etwas Wasser, decken eine Glasplatte darüber und stellen es bei nicht zu niedriger Temperatur hin. So werden wir begreiflicherweise nicht im entferntesten die bunte Mannigfaltigkeit aller auf oder unter der Oberfläche unseres Planeten vorhandenen Bakterienstandorte nachahmen. Denn wie ein roter Faden wird sich durch unsere ganze Darstellung die Betonung der Tatsache hindurchziehen, daß die verschiedenen Bakterien die denkbar verschiedensten Ansprüche an ihre Umgebung stellen. Immerhin werden wir doch, wenn wir unsere Infuse hinreichend lang und unter wechselnden Bedingungen beobachten, Bakterien von so verschiedener Gestalt und Lebensführung diese Infuse im Laufe der Zeit bevölkern sehen, daß wir uns die Bedeutung, welche die Mehrzahl der Bakterien für den Haushalt der Natur hat, wohl veranschaulichen können.

Was in solchen „sich selbst" überlassenen Infusen erfolgt, hat wohl jedermann schon beobachtet. Es tritt in ihnen *Fäulnis* ein: Das zuerst klare Wasser trübt sich mehr und mehr, bald bildet sich eine schleimige Haut, eine sog. *Kahmhaut* an der Oberfläche, die bei Berührung zerreißt und versinkt, um alsbald durch eine neue ersetzt zu werden, und dieser Vorgang kann sich oft wiederholen. Die Flüssigkeit wird bald verfärbt, oft treten gelbe, grün fluoreszierende Farbstoffe auf, Gasblasen entwickeln sich, unangenehme Dünste machen sich bemerkbar, zumal wenn man die Masse umrührt. Bei genauerem Zusehen beobachten wir, daß auch die tierischen und pflanzlichen Reste sich mehr und mehr mit schleimigen Belegen, ähnlich jener oberflächlichen Kahmhaut überziehen, daß sie weicher werden und auseinanderfallen, um endlich, wenn wir nur hinreichend lange Zeit warten wollen, bis auf mehr oder minder geringfügige Reste zu verschwinden. Das könnte allerdings ganz außerordentlich lange Zeit dauern. — Die Flüssigkeit klärt sich, und der als Fäulnis bezeichnete Vorgang hat sein Ende erreicht. Wann dies der Fall ist, hängt ganz wesentlich von den äußeren Bedingungen ab, zu-

mal von der Temperatur; Lichtzutritt ist für das Zustandekommen der Fäulnis nicht nötig, allzu starke Beleuchtung hemmt dieselbe sogar. — Lassen wir nun nach vollendeter Fäulnis unser Versuchsgefäß im Dunkeln stehen, so wird keine weitere Veränderung in ihm zu beobachten sein. Bringen wir es jedoch ans Licht, so werden unter dem Einfluß der Kraft der Sonnenstrahlen in ihm weitere wichtige Veränderungen sich zeigen, die wir aber erst später kennen lernen wollen. Vorher gilt es vor allem, sich über die stoffliche, d. h. chemische Seite des Fäulnis- und Verwesungsvorganges in seinen Grundzügen zu unterrichten.

Beschäftigen wir uns zuerst einen Augenblick mit den Gasen, die bei dem eben geschilderten Vorgang entwickelt werden: Ein Chemiker könnte uns nachweisen, daß der unangenehme Geruch, den wir empfunden haben, zum großen Teil von der Entwicklung von Schwefelwasserstoff herrührt, jenem brennbaren, den höheren Wesen giftigen, allgemein von Kloakenausdünstungen her bekannten Gas. Zweifellos würde der Chemiker, zumal dann, wenn wir ihm Pflanzeninfuse vorzeigen, auch jene zwei Gase nachweisen können, die man draußen im Freien erhält, wenn man mit einem Stock sumpfigen Boden aufrührt, nämlich Wasserstoff und Sumpfgas (Methan), zwei gleichfalls brennbare Gase, die in der Atmosphäre unter normalen Verhältnissen nur in sehr geringer Menge nachweisbar sind; warum wir schon an dieser Stelle die Brennbarkeit, d. h. die Fähigkeit, sich mit dem Sauerstoff der Luft unter Wärmeentwicklung zu verbinden, betonen, wird später noch deutlich werden. Auch gasförmiger Stickstoff wird vielfach bei Fäulnisvorgängen entwickelt. Stickstoff ist bekanntlich ein Gas, welches vier Fünftel der Atmosphäre ausmacht, übrigens in Gasform für die Lebensvorgänge der meisten Wesen ohne Bedeutung, „indifferent", ist. Neben gasförmigem Stickstoff entweichen nicht selten gasförmige Verbindungen des Stickstoffs mit Sauerstoff, z. B. Stickoxydul und Stickoxyd; auch Ammoniak kann entweichen, dann wenn die Flüssigkeit, was im Verlauf der Fäulnis leicht erfolgen kann, beginnt, die neutrale Reaktion zu verlieren und alkalische Reaktion anzunehmen. Ammoniak ist, wie bekannt, ein wertvoller Nährstoff für höhere Gewächse und kann ihnen auf diese Weise durch die Fäulnis zum Teil verloren gehen, bis es durch Niederschläge wieder zum Boden zurückgeführt wird. In weitaus größerer Menge als die genannten Gase wird aber bei Fäulnisvorgängen in den allermeisten Fällen Kohlensäure entbunden, ein Gas, welches darum so allgemein bekannt ist, weil alle Lebewesen, vielleicht mit einigen wenigen Ausnahmen, dasselbe bei dem als Atmung bezeichneten Lebensvorgang neben Wasserdampf aushauchen, welches sich darum auch stets in der Atmosphäre, wenngleich in verhältnis-

mäßig geringer Menge vorfindet: Luft enthält in 1000 Raumteilen durchschnittlich etwa 3 Raumteile Kohlensäure.

Dies sind die wichtigsten Stoffe, die in Gasform bei der Fäulnis frei werden, zum Teil in der faulenden Flüssigkeit gelöst bleiben, zum Teil auch in die Luft entweichen. Fragen wir nun aber noch nach dem freien Sauerstoff, der etwa den fünften Teil der atmosphärischen Luft ausmacht und bei der Atmung eingeatmet und verbraucht wird, so würden wir finden, daß dieser sich bei der Fäulnis niemals entwickelt. Im Gegenteil würde der Chemiker, den wir um Untersuchung des Gasaustausches angehen, uns dahin belehren, daß der freie Sauerstoff, soweit er überhaupt aus der Luft Zutritt zu unseren Infusen hat, in großer Menge verbraucht, „gebunden" wird. Vorgänge, bei denen Sauerstoff verbraucht wird, nennt der Chemiker bekanntlich Verbrennungen, Oxydationen, und zwar handelt es sich in unserem Fall um langsame, ohne Lichterscheinung verlaufende Verbrennungen. Immerhin sind sie so lebhaft, daß der zu Anfang im Wasser des Infuses gelöst vorhandene Sauerstoff bald verschwunden ist und nur noch langsam durch Diffusion von obenher eindringt, um schon in den obersten Schichten des Wassers verbraucht zu werden, so daß in tieferen Schichten Fäulnis ohne Sauerstoffzutritt stattfindet.

Wir haben also gelernt, daß der als Fäulnis bezeichnete Vorgang verbunden ist mit Oxydationen oder Verbrennungsvorgängen, soweit Sauerstoff zu unserem Infus Zutritt hat, und ferner haben wir die nicht minder wichtige Tatsache ermittelt, daß ein Teil der Fäulnisvorgänge auch ohne Oxydation möglich ist, und — das wird zumal in den tieferen Schichten unseres Infuses der Fall sein — auf Stoffzertrümmerungen ohne Eingriff des freien Sauerstoffes der Luft beruht. Denn daß es sich um Stoffzertrümmerungen, sei es mit, sei es ohne Hilfe des Sauerstoffs handelt, hat uns ja schon der bloße Augenschein, die Abnahme der organisierten Massen in unserem Infus gelehrt. Diese Zertrümmerungen verlaufen, wie eben schon angedeutet, nicht so plötzlich, daß sie wie die vom Laien als Verbrennungen bezeichneten Vorgänge mit Feuerscheinungen verknüpft wären. Wärme wird aber jederzeit bei ihnen frei, wie man denn mittels des Thermometers eine, wenngleich oft nur bescheidene, oft aber auch recht beträchtliche Temperaturerhöhung fauliger Massen über die Temperatur ihrer Umgebung nachweisen kann.

Ist nun auch die Zersetzung tierischer oder pflanzlicher Reste, „organisierter Stoffe", nicht unbedingt an Sauerstoffzutritt gebunden, so ist doch, wie wir jetzt gleich behufs präziserer Bezeichnung dieser Zersetzungsvorgänge betonen wollen, das Maß des Sauerstoffzutrittes

von ganz gewaltigem Einfluß auf die Art und Weise dieser Zersetzungserscheinungen. Reichlicher Sauerstoffzutritt, den wir dadurch erreichen, daß wir keine zu hohe Wasserschicht verwenden, oder dadurch, daß wir die Zersetzung, statt unter Wasser, in wasserdampfhaltiger Luft, im „feuchten Raum", vor sich gehen lassen, bewirkt zumal dann, wenn auch die organischen Massen, die wir verwenden, im Verhältnis zu ihrer Masse eine große Oberfläche besitzen, also auch ihrerseits dem Luftdurchtritt kein Hindernis bieten, so schnelle und vollkommene Zersetzung, daß Zwischenprodukte, sog. Produkte unvollkommener Verbrennung, die sich vielfach durch ihren schlechten Geruch unangenehm bemerkbar machen, nur vorübergehend auftreten, jeweils also nur in sehr geringer Menge vorhanden sind. In diesem Falle spricht man von *Verwesung* oder *Vermoderung* im Gegensatz zur eigentlichen Fäulnis — man denke an moderndes Laub, das am feuchten Waldboden lagert. Werden hingegen kompakte Massen, tierische Reste oder voluminöse Pflanzenteile, Bohnensamen usw., zumal solche, die sehr eiweißreich sind, d. h. reichliche organische Stickstoffverbindungen enthalten, der Zersetzung anheimgegeben, so wird in ihrem Innern bald Luftmangel eintreten, und die nun einsetzende, ohne reichlichen Sauerstoffzutritt verlaufende Zerstörung ist gekennzeichnet durch die Anhäufung der verschiedensten Zwischenprodukte des Abbaues, die in erster Linie den zerfallenden Eiweißkörpern ihre Entstehung verdanken, und z. T. mittels chemischer Methoden, z. T. auch dadurch, daß sie stark stinken, ohne weiteres nachweisbar sind und infolge mangelnden Luftzutrittes nicht sofort in einfachere, unserer Nase nicht mehr widerwärtige Stoffe überführt werden können. In solchen Fällen redet man von „echter Fäulnis". Erst wenn der Sauerstoff der Luft auch in jene tiefsten Schichten unserer Infuse eindringt, dadurch, daß wir häufig umrühren oder Luft hindurchleiten, werden jene eben genannten Zwischenprodukte durch den Sauerstoff weiter zerstört. Die Zersetzungsvorgänge können also nur bei Luftzutritt zu Ende geführt werden; es sind immer nur bestimmte Phasen derselben vom Sauerstoff unabhängig.

Die große Bedeutung des Luftzutrittes für das Bild, welches uns die Zersetzung im einzelnen zeigt, darf natürlich nicht dazu verleiten, nun diesen Luftzutritt für ganz allein ausschlaggebend zu halten, vielmehr spielen begreiflicherweise auch andere Momente, vor allem, wie schon gesagt, auch die Qualität der sich zersetzenden Stoffe selbst eine gewaltige Rolle. Sahen wir doch schon, daß echte Fäulnis an Eiweißreichtum gebunden ist. Lassen wir andererseits Reste, die verhältnismäßig arm an Eiweißkörpern (Stickstoffverbindungen), aber reich an Kohlehydraten sind — mit diesem Namen bezeichnet der Chemiker stick-

stoffreie Substanzen, z. B. Zuckerarten, Stärke, Zellulose usw., also z. B. Heu — bei beschränktem Luftzutritt sich zersetzen (d. h. unter Bedingungen, unter denen Eiweißkörper faulen), so wird die bei keiner Zersetzung, wie wir sahen, ganz fehlende Gasentwicklung auffallend deutlich werden, so lebhaft, daß die im Wasser des Infuses aufsteigenden, zum größten Teil aus Kohlensäure bestehenden Gasblasen die Pflanzenteilchen mit an die Oberfläche führen, von wo sie herabsinken, um alsbald wieder in die Höhe gerissen zu werden; ein dichter Schaum kann sich dabei an der Oberfläche bilden, kurzum es erfolgt der Vorgang, den nicht nur der Bakteriologe, sondern auch der Laie als *Gärung* bezeichnet, wenn er nicht vorzieht, diese Bezeichnung nur auf die ihm bekannteste Gärung, die alkoholische Gärung von Most und Bierwürze, anzuwenden.

So hätten wir die Zersetzungserscheinungen zerlegt in Verwesung (oder Vermoderung), Fäulnis und Gärung, wollen aber noch hervorheben, daß diese drei Formen der Zersetzung keineswegs durch scharfe Grenzen voneinander getrennt sind, vielmehr gleitende Übergänge zeigen; in unseren Infusen können diese drei Erscheinungsformen der Zersetzung organisierter Massen nebeneinander und nacheinander verlaufen.

Nun ist uns vorhin der etwas naive Ausdruck entschlüpft: Die organisierten Stoffe „verschwinden" während der Fäulnis und Verwesung, etwas naiv, denn auf Erden können Stoffe nicht verschwinden, sondern nur umgewandelt werden, und so ist denn der Ausdruck „verschwinden" dahin zu verbessern, daß sie verändert werden, verwandelt in solche, die von unserem Auge nicht mehr so leicht ohne weiteres wahrgenommen werden können. Zum Teil sind sie, wie schon eingehend auseinandergesetzt ist, vergast worden, und die Gase haben sich, soweit sie nicht im Wasser gelöst blieben, in die Atmosphäre verflüchtigt, sofern die Stoffe aber nicht vergast wurden, haben sie sich — und das gilt es jetzt noch nachzuweisen —, in anorganische Salze, Mineralsalze verwandelt, die zum großen Teil wasserlöslich sind, eine Behauptung, für die der Beweis leicht zu führen ist: Nehmen wir an, wir haben reines, rückstandfreies Wasser zu unserem Infus verwendet. Wenn wir nunmehr nach beendeter Zersetzung einen Tropfen des scheinbar reinen Wassers verdunsten lassen, so wird ein salzartiger Rückstand bleiben, und zwar ein so reichlicher, daß er nicht lediglich aus den Salzen, die zu Anfang in den zum Infus verwendeten organisierten Massen vorhanden waren, herstammen kann. Wir könnten alle möglichen Salze, phosphorsaure, schwefelsaure Salze, solche des Kaliums, Magnesiums, Eisens u. a. m., ferner auch stickstoffhaltige Salze, nämlich Ammoniumsalze und salpetersaure Salze, mittels chemischer Analyse

im Rückstand nachweisen. Daneben entstehen aber auch wasserunlösliche Salze bei der Zersetzung, so bestimmte Kalksalze, die einen Bodensatz im Gefäß bilden. Wir müssen mithin an Stelle des ungenauen Ausdrucks: „organische Stoffe verschwinden während der Fäulnis und Verwesung", vielmehr sagen: Soweit sie sich nicht in Gasform verflüchtigt haben, sind sie in die Form von Mineralsalzen übergeführt worden, und wir kommen also endlich zu folgendem Schluß: Fäulnis, Verwesung, Gärung sind, unbeschadet aller Unterschiede im einzelnen, gleichbedeutend mit mehr oder minder vollkommener Vergasung und Mineralisierung organischer Stoffe. Statt organisch dürfen wir auch organisiert sagen (wie wir auch bereits mehrfach getan haben), sofern zu Beginn der Zersetzung die organischen Stoffe im wesentlichen noch jene Form und Struktur aufweisen, welche für das Organ des Lebewesens, dem sie entstammen, charakteristisch sind. Erinnern wir uns daran, daß häufig noch während des Lebens in den Organen Stoffumwandlungen eintreten, die zum Tod führen und endlich in Fäulnis oder Verwesung ausklingen, so wissen wir, daß bestimmte Krankheits- und Alterserscheinungen der Lebewesen ebenfalls mit den Zersetzungserscheinungen, welche wir soeben behandelt haben, verwandt sind, insofern sie einleitende Phasen derselben vorstellen können.

Unschwer erkennen wir nun auch, daß der Vorgang, den wir soeben im kleinen Maßstab in unserem Glas Wasser haben vor sich gehen sehen, seinem Wesen nach derselbe ist, wie er sich auch draußen in freier Natur im großen jederzeit abspielt, und uns z. B. bei der sog. Selbstreinigung der Flüsse besonders deutlich entgegentritt. Innerhalb der Städte wird das Flußwasser durch die Abfallstoffe dauernd mit organischen Stoffen überladen, die alsbald der Vergasung und Mineralisierung anheimfallen, so daß sie unterhalb der Städte nicht mehr als solche nachweisbar sind, und in gleicher Weise wird überall und dauernd in der Natur organische Substanz zerstört. Wie sie wieder rückgebildet wird, wie also m. a. W. der Kreislauf der Stoffe auf Erden geschlossen wird, darüber wollen wir uns, wie oben schon gesagt, erst später unterrichten.

Welches ist nun die Ursache der Mineralisierung und Vergasung organischer Stoffe? Es ist heutigentages fast allgemein bekannt, daß es sich vorwiegend um das Werk von Kleinlebewesen (Mikroorganismen, Mikroben, wie sie häufig auch genannt werden) handelt. Doch wollen wir, unserem eigentlichen Ziel, der Erkenntnis der Bakterien uns mehr und mehr annähernd, wiederum annehmen, unser Wissen sei geringer, als es tatsächlich ist, und wir wüßten nicht, durch welche Agentien die Zersetzung organischer Massen bewirkt wird. Fragen wir nun einmal, ob wir

einerseits auf Grund dessen, was jedermann über Lebenstätigkeit und Lebensbedingungen höherer Wesen bekannt ist, und auf Grund der Beobachtungen andererseits, die wir soeben an unserem Infus gemacht haben, schließen könnten, daß die Zersetzung organischer Stoffe das Lebenswerk von kleinen, dem unbewaffneten Auge zum größten Teil unsichtbaren Wesen ist oder nicht. Was spricht für die „biologische Deutung" der Zersetzung organischer Stoffe, was dagegen? Soviel können wir von vornherein schon sagen: Entschließen wir uns dazu, der biologischen Deutung von Fäulnis, Verwesung, Gärung recht zu geben, so können wir diese Vorgänge, die wir ja als langsame Verbrennungen oder andere langsame Stoffzertrümmerungen erkannt haben, offensichtlich am besten mit den Atmungsvorgängen höherer Wesen vergleichen, denn auch diese sind ja im wesentlichen derartige langsame Verbrennungen, und wir werden dann weiterhin schließen dürfen, daß sie im großen und ganzen dieselbe Bedeutung wie die Atmung haben: Den sie erregenden Kleinlebewesen die nötige Betriebskraft zur Unterhaltung der Lebensleistungen zu liefern, ähnlich etwa, um ein häufig gebrauchtes, wenngleich keineswegs in den Einzelheiten zutreffendes Bild zu benutzen, wie die Verbrennung der Kohle der Dampfmaschine die erforderliche Betriebsenergie liefert. Auffallend wäre allerdings die Größe der stattfindenden Umsetzungen im Vergleich mit der ja zweifellos sehr geringen Körpergröße der vorläufig noch hypothetischen Mikroorganismen.

Entsprechen aber nun die äußeren Bedingungen, unter denen Zersetzung stattfindet, denjenigen, an welche sonst die Lebenstätigkeit geknüpft ist? Diese Frage müssen wir jetzt beantworten. Fassen wir zuerst die Abhängigkeit von der Temperatur etwas schärfer ins Auge. Wie schon erwähnt, findet unterhalb einer bestimmten, je nach den Bedingungen etwas wechselnden Temperatur keine oder doch nur so langsame Zersetzung statt, daß sie praktisch gleich Null ist. Steigern wir nun die Temperatur, so wird auch die Zersetzungschnelligkeit steigen, bis ein Punkt erreicht ist, jenseits welches sie wieder abnimmt, um endlich wegen allzu großer Wärmezufuhr ganz zu stocken. Wir können also die Abhängigkeit von der Temperatur durch eine Kurve uns veranschaulichen, deren Verlauf drei sog. Kardinalpunkte zeigt, ein Minimum, unterhalb dessen, ein Maximum, oberhalb dessen keine Zersetzung stattfindet, und zwischen beiden ein sog. Optimum der Temperatur, d. h. einen Grad, bei welchem die Zersetzung am besten, d. h. am raschesten verläuft. Beachten wir, daß ein ähnliches Abhängigkeitsverhältnis auch für viele andere Lebensvorgänge nachweisbar ist, so würde dieser Befund für die biologische Deutung sprechen, doch ist dieser Schluß nicht eindeutig, da auch für andere nichtbiologische

Prozesse, zumal solche komplizierterer Art, ganz dasselbe Abhängigkeitsverhältnis von der Temperatur gilt. Und wir würden an der Richtigkeit der biologischen Deutung von Zersetzungsvorgängen sogar ganz zweifelhaft werden, wenn wir hörten, daß das Temperaturmaximum in vielen Fällen erst um ein Geringes jenseits 70 Grad liegt, d. h. bei einer Temperatur, die sonst alles Leben lahmlegt. Ja noch mehr. Wenn wir unsern Infus, gleich nachdem wir ihn angesetzt haben, zum Kochen erhitzen, eine Stunde bei Siedehitze lassen und erst dann wieder abkühlen, würden wir finden, daß nunmehr ebenfalls, wenngleich verlangsamt, Zersetzung eintreten würde und dies selbst dann, wenn wir durch sorgfältigen Verschluß unseres Gefäßes dafür Sorge tragen, daß nicht nachträglich in den abgekühlten Infus Luftkeime — so nennt man Kleinlebewesen, die, durch den Wind mit dem Staub vom Boden aufgewirbelt, sich in der Luft eine Zeitlang schwebend und lebendig erhalten, hineinfallen können. Erst wenn wir den Infus noch längere Zeit kochen und dauernd vor Luftkeimen auf das sorgfältigste schützen, würden wir auch auf die Dauer dessen Zersetzung verhindern können. Wollen wir gleichwohl die biologische Deutung retten, so müssen wir also annehmen, daß die oder doch einige der fraglichen kleinen Erreger, oder zum mindesten bestimmte Entwicklungszustände derselben gegen hohe Temperaturen ganz auffallend widerstandsfähig sind, nämlich über eine Stunde die Temperatur des kochenden Wassers ertragen, ohne abzusterben. Daß ferner jene Luftkeime keine Phantasiegebilde sind, würden wir wohl mit Recht daraus schließen, daß lange Zeit gekochte und sorgfältig verschlossen gehaltene, darum unveränderte Infuse, wenn wir nur kurze Zeit den Deckel oder sonstigen Verschluß lüften, bald in Zersetzung geraten, mögen sie vorher beliebig viele Jahre hindurch unzersetzt bestanden haben. Man könnte versucht sein, zu glauben, daß das Lüften des Verschlusses nicht deshalb von Bedeutung sei, weil Luftkeime nunmehr ihren Weg ins Innere finden, vielmehr deshalb, weil Luft selbst nunmehr reichlich eindringen kann, daß also die Zersetzung vorher durch Luftmangel verhindert worden sei. Diese Meinung ist aber schon durch unsere vorherige Beobachtung widerlegt, daß selbst in den tiefsten Schichten unseres Infuses, wo, wie wir hinzufügen dürfen, der Chemiker selbst mit den empfindlichsten Methoden keine Spur Sauerstoff mehr finden kann, doch Zersetzung stattfindet. Allerdings würde eben diese Beobachtung solche, welche sich nur aus der Kenntnis höherer Wesen ihre Meinung darüber, was Leben sei, bilden, an der Richtigkeit der biologischen Deutung zweifelhaft werden lassen. Die Zersetzungserreger müßten jedenfalls unbedingt zum Teil auch im luftleeren Raum arbeiten können, d. h. unter Bedingungen,

unter welchen höhere Wesen ersticken müßten. Schließlich erwähnen wir noch eine Tatsache, die im Gegensatz dazu wiederum geeignet ist, auch den Laien auf die Seite der biologischen Deutung zu drängen: Wenn wir unseren Infus vergiften, etwa durch Zusatz von Karbolsäure, Quecksilbersalzen oder ähnlichen Mitteln, so würden wir hierdurch jede Zersetzung verhindern können. In ähnlicher Weise wie Gifte würden auch narkotische Mittel, Äther und Chloroform, wirken, sie würden der Zersetzung Einhalt gebieten, erst nach ihrer Verflüchtigung könnte sie wieder beginnen. Allerdings würde ein Skeptiker hier darauf hinweisen, daß es auch gelungen sei, Prozesse, die ohne direkte Mitwirkung von Lebewesen verlaufen, durch Zusatz von Giften zu hemmen, und wir werden später selbst noch hören, daß durch solche und ähnliche Mittel, z. B. Toluol, eine Flüssigkeit, die u. a. im Steinkohlenteeröl vorkommt und vielfach für derartige Versuche benutzt wird, der normale, d. h. natürliche Verlauf der Fäulnis gehemmt, aber doch nicht der Abbau von organischen Stoffen vollkommen unterdrückt werden kann.

Summa summarum: Für die mikrobiologische Deutung der Zersetzungsvorgänge spricht viel; wenn aber wirklich Kleinlebewesen in Frage kommen, so müssen sie z. T. gegen hohe Temperaturen sehr widerstandsfähig sein, z. T. ohne Sauerstoff der Luft leben können, und endlich müssen sie z. T. wenigstens vorübergehend als lebenskräftige Keime in der Luft zu schweben vermögen. Auch müssen sie dazu befähigt sein, im Verhältnis zu ihrer geringen Körpergröße gewaltige Stoffumwandlungen in die Wege zu leiten. Jedenfalls ist es uns nicht gelungen, die Frage, die wir gestellt haben, schlüssig zu beantworten; so wollen wir denn zum Mikroskop greifen, in der begründeten Hoffnung, daß wir in den der Zersetzung geweihten Massen Kleinlebewesen entdecken; daß wir mit bloßen Augen nicht viel mehr sehen als jene Kahmhautfetzen, deren Wesen wir noch enträtseln müssen, haben wir schon gehört. Allenfalls könnten wir wohl an der Oberfläche einen oder andern jener allbekannten Schimmelpilze, etwa den grünen Pinselschimmel oder ähnliche Formen beobachten, zumal dann, wenn wir durch reichliche Lüftung dafür sorgen, daß die Zersetzung nicht das Bild der echten Fäulnis, sondern der Verwesung darbietet, — vielleicht auch das eine oder andere kleine Tier im Wasser umherschwimmen sehen, um welch letztere, als um Objekte, die den Zoologen interessieren, wir uns aber hier nicht zu kümmern brauchen.

Gesetzt nun, wir haben vor etwa einem Monat einen Infus aus beliebigen Resten tierischer oder pflanzlicher Herkunft uns hergerichtet und seither bei mittlerer Temperatur stehen lassen. Wir nehmen nun

eine Spur jener schleimigen, die Oberfläche bedeckenden Kahmhaut heraus, breiten sie auf einem Objektträger sorgfältig aus und legen ein Deckgläschen auf, wobei wir in geeigneter Weise dafür Sorge tragen, daß der Kahmhautfetzen nicht flachgedrückt wird. Nun beobachten wir das Präparat unter Anwendung starker Linsen und sehen sofort neben den toten Resten der Tiere und Pflanzen, die zur Herstellung des Infuses gedient haben und z. T. schon zu schier unkenntlichen Resten geworden sind, unser Präparat auch durch eine Unzahl von Mikroorganismen belebt. Doch es erhebt sich sofort die Frage, wodurch wir denn jene kleinen Wesen von allen möglichen toten Resten zu unterscheiden imstande sind. Nun, offenbar an den gleichen Merkmalen, an denen man überhaupt Lebendiges von Leblosem unterscheiden kann, zumal an der Beweglichkeit, die vielen Lebewesen eigen ist, sei es, daß es sich um freie Ortsbewegung, sei es, daß es sich um Veränderungen der Körpergestalt oder um Bewegungen im Körperinnern handelt. Andere Organismen würden allerdings keine Bewegung zeigen, hier müßten wir auf die charakteristische, bei vielen Individuen wiederkehrende Körpergestalt achten. Ein weiteres Kennzeichen des Lebens, die Stoffwechselerscheinungen, etwa die Nahrungsaufnahme, würden wir bei bloßer Betrachtung unter dem Mikroskop nur in sehr beschränktem Maße wahrnehmen — wir kommen darauf gleich zurück. Und überhaupt wird der Anfänger im Mikroskopieren die Wahrnehmung machen, daß es nicht immer ganz leicht ist, zumal wenn es sich um äußerst kleine Formen handelt, an diesen charakteristische Merkmale zu erkennen. Hat man sich aber erst einmal die nötige Übung in der Betrachtung mikroskopisch kleiner Wesen angeeignet, so wird es nicht schwer werden, festzustellen, daß von den als Organismen erkannten kleinen Gebilden die einen häufiger, die andern seltener auftreten, die einen einfacher, die andern etwas komplizierter gebaut, die einen etwas größer, die andern kleiner sind. Meistens wird es uns sodann auffallen, daß ein und dieselbe Form sich in der Mehrzahl der Fälle in größerer Zahl, „herdenweise“, zeigt — es wird später noch deutlich werden, daß das Studium solcher kleiner Wesen sich meistenteils auf Kulturen stützt, die eine große Menge von Individuen umfassen, während man bei der Untersuchung höherer, größerer Wesen, sich häufig auf die jeweilige Untersuchung eines einzigen Individuums als Versuchsobjektes beschränken kann. Hätten wir nun unsern Infus etwas früher oder später untersucht, als wir es soeben in Gedanken getan haben, so hätten wir teilweise andere Formen beobachtet, woraus zu entnehmen, daß die zuerst auftretenden andere, und zwar im allgemeinen größere Ansprüche an die Ernährung stellen als die, welche zuletzt, wenn bereits

viele organische Stoffe mineralisiert sind, sich einfinden. Ferner zeigen sich in einem Infus, der bei höherer Temperatur steht, andere Kleinlebewesen, als in einem solchen, den wir kühl aufbewahrt haben, und in der Tiefe, wohin der Sauerstoff der Luft nicht dringt, würden sich großenteils andere Formen nachweisen lassen als oben an der Oberfläche der Kahmhaut. Kurzum, schon eine vergleichsweise recht flüchtige Betrachtung könnte zeigen, daß unter diesen kleinen Wesen, nicht anders als unter den größeren, jedermann vertrauten, eine weitgehende Manigfaltigkeit der Körpergestaltung und der Lebensansprüche herrscht.

Würden wir nun aber einen Infus mikroskopieren, den wir durch hinreichend langes Kochen vor jeglicher Zersetzung bewahrt haben, „sterilisiert" haben, so würden wir in ihm keine derartige Kleinlebewelt beobachten, auch mit den stärksten Vergrößerungen könnten wir im besten Fall einige tote Mikroorganismen darin nachweisen. Wenn wir dann eine Spur eines in Zersetzung begriffenen Infuses dem sterilen hinzufügen, wenn wir diesen mit jenem „impfen", oder wenn wir den sterilen Infus offen stehen lassen, ihn der „Luftinfektion" aussetzen, so wird sich in kurzer Zeit in ihm — das haben wir schon gehört — Zersetzung einstellen, und Hand in Hand damit — das könnten wir jetzt durch mikroskopische Beobachtung feststellen — eine Welt von Mikroorganismen entwickeln. So sehen wir denn, daß unter Bedingungen, die der Natur einigermaßen getreu nachgebildet sind, Zersetzung organischer Massen stets die Entwicklung einer Kleinlebewelt an und in ihnen zur Voraussetzung hat; das Mikroskop zeigt uns, daß das auch dann zutrifft, wenn vorher aufgekochte Infuse sich zersetzen, womit der Beweis der großen Widerstandskraft vieler Mikroorganismen gegen starke Erhitzung geführt ist. Wenn wir soeben betont haben, daß es in erster Linie für die Bedingungen am natürlichen Standort zutrifft, daß Zersetzung die Folge der Lebenstätigkeit von Mikroorganismen ist, so hat das zwei Gründe, einmal den, daß der Chemiker, wie übrigens allbekannt ist, ebenfalls durch geeignete Mittel — Einwirkung von Säuren, Alkalien, Erhitzung usf. — organische Stoffe zersetzen kann. Sodann aber einen zweiten Grund, der für unsere späteren Ausführungen noch weit wichtiger ist: daß Zersetzung von Tieren und Pflanzen auch durch Stoffwechselprodukte, die von diesen selbst gebildet worden und nach deren Tod noch weiter wirksam sind, stattfinden kann. Diese *Selbstzersetzung*, „Autolyse", kann der Laboratoriumsphysiologe, wenn er durch geeignete Eingriffe das Leben, aber nicht jene Stoffwechselprodukte vernichtet, beobachten, sie reicht aber weder nach Umfang noch an Schnelligkeit an die durch Mikroben bedingte heran und kommt

in der Natur, wo sich jene überall alsbald ansiedeln, wenn irgendwo Zersetzung möglich ist, überhaupt kaum in Betracht.

Es bedarf kaum der Erwähnung, daß noch eine andere Art der Zersetzung, wenigstens z. T. von Kleinlebewesen unabhängig ist: wenn nämlich größere oder kleinere Tiere organische Stoffe, seien es tote oder lebende, als Nahrung benutzen und verarbeiten. Diese für den Kreislauf der Stoffe in der Natur bekanntlich ganz besonders wichtige Art der Zersetzung fällt natürlich nicht unter jene Zersetzungsprozesse, die wir als Fäulnis, Verwesung, Gärung unterschieden, wenn wir davon absehen, daß auch in die Verdauung tierischer Wesen mikrobielle Zersetzungen mit hineinspielen.

So dürfen wir denn schließen: Fäulnis und verwandte Vorgänge sind Erscheinungen, die nicht „von selbst" verlaufen, sondern Folge sind der Lebenstätigkeit von kleinen Wesen, und zwar Folge der Atmungstätigkeit derselben. Wollen wir diese Definition auf theoretisch einwandfreie Basis stellen, so müßten wir sie allerdings folgendermaßen formulieren:

Es sind Vorgänge, die zwar freiwillig verlaufen, aber ohne Dazwischenkunft von Lebewesen oder deren Stoffwechselprodukten so langsam, daß sie nicht meßbar sind. Die Kleinlebewesen beschleunigen sie durch ihre Lebenstätigkeit, so daß sie bereits in kurzen Zeiträumen nachweisbar werden, und diese Beschleunigung hat für jene den Erfolg, daß sie die bei der Zersetzung freiwerdende Energie für ihr Leben nutzbar machen können. Die eingehendere Begründung dieser Fassung müssen wir allerdings auf später verschieben.

Wir erkennen jetzt auch klar, warum die geschilderten Zersetzungsvorgänge je nach den Außenbedingungen verschieden verlaufen. Es entwickeln sich unter der großen Zahl vorhandener Keime immer nur diejenigen lebhaft, welche an die jeweils herrschenden Bedingungen gut angepaßt sind, und da die verschiedenen Formen einen mehr oder minder verschiedenen Stoffwechsel haben, verläuft, parallel mit der Verschiedenheit der sich entwickelnden Mikroorganismen, auch die Zersetzung in verschiedenen Bahnen. Daß sich immer nur solche Formen entwickeln können, deren Keime an den organischen Resten oder im Wasser, das zu dem Infus diente, vorhanden waren, oder dem Glasgefäß anhafteten oder aus der Luft hineinzufallen Gelegenheit hatten, ist klar. Wir kommen auf diesen Punkt noch zurück.

Nach diesen zum Teil etwas abstrakten Erörterungen ist es nun aber an der Zeit, daß wir den Gegenstand derselben, die einzelnen Formen der Kleinlebewelt ins Auge fassen; hierbei soll es nicht unser Bestreben sein, sofort ausschließlich auf die Bakterien Jagd zu machen, wir wollen

vielmehr auch auf einige andere der allerwichtigsten Mikroorganismen, die mit den Bakterien die Standorte in der Natur zu teilen pflegen, unser Augenmerk richten, um zu erkennen, was diese und jene gemeinsam haben und worin sie sich voneinander unterscheiden, und so werden wir eben durch diesen Vergleich am ehesten in die Lage versetzt werden, Körpergestalt und Lebensweise der Bakterien unserm Verständnis näher zu bringen. Wir benutzen ferner die Gelegenheit, den Sinn einiger Kunstausdrücke klar zu machen, die uns später geläufig sein müssen. Es sei aber noch besonders betont, daß die Behandlung dieser anderen Kleinlebewesen notgedrungen eine durchaus oberflächliche und summarische sein muß, besonders im Vergleich mit der genauen Betrachtung, die wir später den Bakterien angedeihen lassen werden. Wir fassen die Organisation dieser andern Wesen nur eben soweit ins Auge, als es zum Verständnis der Bakterien wichtig ist. Dabei beschränken wir uns großenteils auf Besprechung äußerlicher Merkmale, z. B. der äußeren Körpergestalt; eine genaue Behandlung des Körperinnern mit seinen verschiedenen Organen, die zum vollen Verständnis ihrer Organisation unerläßlich wäre, — wie uns wiederum unsere später den Bakterien zu widmenden Ausführungen klar machen werden, — fällt außerhalb des Rahmens unserer Betrachtungen. Diese Bemerkung gilt wesentlich für solche Leser, die vielleicht diese andern Mikroorganismen genauer kennen und aus unsern Ausführungen nur Belehrung über den heutigen Stand der Bakterienkunde schöpfen wollen.

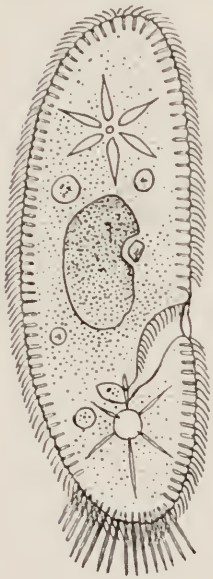


Abb. 1.
Paramaecium caudatum
ein Wimperinfusor.
(nach R. Hertwig).
Stark vergrößert.

Durch ihre flinke Bewegung, sowie durch ihre, im Vergleich mit vielen andern Mikroorganismen nicht unerhebliche Körpergröße — mit bloßem Auge sind sie eben als kleine Pünktchen wahrnehmbar, — werden uns die sog. *Wimpertierchen* oder *Ciliaten* auffallen, auch *Wimperinfusorien* benannt, weil sie in Infusen, z. B. Heuinfusen, fast immer in großer Masse auftreten, und weil sie auf der Oberfläche ihres Körpers zahlreiche, kurze Fortsätze, sog. Wimpern, tragen, die ähnlich den Rudern einer Galeere schwingend als Bewegungsorgane, Schwimmorgane, dienen (Abb. 1). Wir erwähnen sie hier mit diesen wenigen Worten, weil man sie sehr häufig mit Bakterien vergesellschaftet antrifft, sodann auch deshalb, weil sie als Feinde der Bakterien bekannt sind, als „Bakterien-

fresser"; als solche werden wir ihnen noch gelegentlich begegnen. Eine wissenschaftlich genaue Betrachtung ihres recht komplizierten Körperbaues und Entwicklungsganges erübrigt sich hier; es sind nackte einzellige Wesen (vgl. weiter unten).

Wenigstens etwas eingehender wollen wir behandeln ziemlich durchsichtige, gelappte Klümpchen, die wir als lebendig daran erkennen, daß sie unter steter Formänderung umherkriechen. Es sind das *Amöben* (Abb. 2). Die weitgehende Veränderlichkeit der Körpergestalt, die „amöboide" Bewegung, die die Amöbe ausführt, verrät uns, daß diesen Wesen eine starre Außenhülle fehlt, sie bestehen lediglich aus einer Substanz, die fast jedermann heutigentages als das *Protoplasma* kennt, und an die sich alles Leben auf Erden knüpft; das Protoplasma ist in chemischer wie in physikalischer Hinsicht gleich kompliziert gebaut.

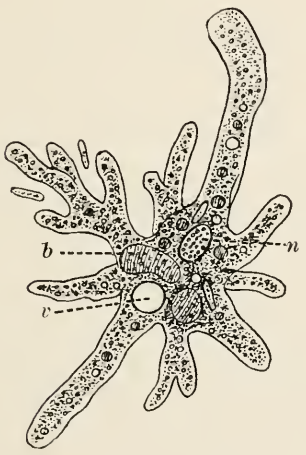


Abb. 2.

Amoeba proteus.
(nach Leydi, aus Hertwig, Zoologie).
Stark vergrößert.

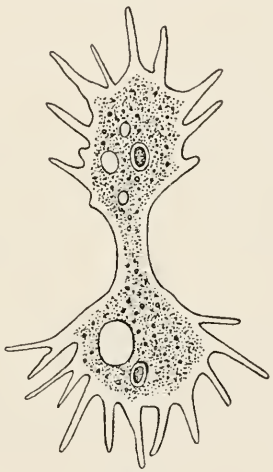


Abb. 3.

Amöbe in Teilung.
(n. F. E. Schulze, aus Hertwig, Zoologie).
Stark vergrößert.

Das werden wir später noch eingehender bei Besprechung des Bakterienprotoplasmas hören. In physikalischer Beziehung steht es etwa in der Mitte zwischen einem festen und einem flüssigen Körper, verhält sich gelegentlich wohl auch fast ganz wie eine Flüssigkeit, woran wir den großen Wassergehalt lebenstätigen Protoplasmas ohne alle Schwierigkeiten erkennen können. Chemisch gesprochen besteht das Protoplasma aus verschiedenen Eiweißkörpern, sowie noch komplizierteren Verbindungen, deren Bausteine verschiedene Eiweißkörper sind; untermischt mit diesen

sind Abbauprodukte von Eiweißkörpern sowie alle möglichen anderen Stoffe organischer wie anorganischer Natur. Der Rand des Protoplasmaklümpchens pflegt klar und durchsichtig zu sein, im Innern finden sich kleine Körnchen, sog. „Mikrosomen", die zum großen Teil Reservestoffe sind, ferner ist das Protoplasma häufig durchsetzt von kleinen Safträumen, sog. *Vakuolen* (*v*), welche, wenn in großer Anzahl vorhanden, jenem ein wabiges, schaumiges Aussehen verleihen. Ein besonders auffallendes, im Protoplasma eingeschlossenes Körperchen tritt uns nun entgegen, ein Gebilde, das in chemischer Beziehung dem Protoplasma ähnelt, es wird als *Kern*, *n* (Nucleus) der Amöbe bezeichnet. Dieser Kern, der keiner Amöbe fehlt und normalerweise in Einzahl vorkommt, ist kein zufälliger Einschluß, wie etwa Reservestoffe oder Vacuolen, die unter bestimmten Lebensbedingungen oder auch ganz fehlen können, sondern ein wichtiges Organ der Amöbe, eine Art von Zentralorgan im Leib derselben, von dessen Bedeutung noch später eingehend die Rede sein soll, soweit die Wissenschaft das überhaupt bei ihrem jetzigen Stand vermag.

Solches Wesen, wie eine Amöbe, bestehend aus einem Klümpchen Protoplasma, innerhalb dessen der Kern als Organ sichtbar ist, wird von der Wissenschaft nun bekanntlich als einzelliges Wesen bezeichnet, sein Leib als „Zelle", sein Kern als Zellkern, welch letzterem das übrige Protoplasma als Cytoplasma gegenübergestellt wird. Und zwar handelt es sich bei der Amöbe um eine sog. nackte Zelle, da ihr, wie wir aus der flüssigen Umrißform schließen konnten, eine starre Hülle, eine sog. Zellwand fehlt. Höher organisierte Wesen bestehen nicht aus einer, sondern aus vielen Zellen, sind also sog. vielzellige Wesen, deren Leib aufgebaut ist aus vielen Protoplasmaklümpchen mit ihren Zellkernen, und bei den höheren und höchsten Pflanzen sind diese Klümpchen in miteinander verwachsenen Kämmerchen eingeschlossen, in ein Wabenwerk toter Zellwände (oder Zellhäute, Zellmembranen), innerhalb deren die Protoplasmaklümpchen leben und weben, wie die Bienenmaden in den Zellen ihrer Waben. Tatsächlich verglich man auch die Kämmerchen, aus denen die Pflanzengewebe aufgebaut sind, als man sie zuerst unter dem Mikroskop erblickte, mit den Zellen einer Bienenwabe und benannte sie so; erst später erkannte man dann, daß nicht die Wände das Wesen der lebenden Struktur ausmachen, daß vielmehr der protoplasmatische Inhalt das Lebende sei; und als man dann weiter fand, daß bei vielen pflanzlichen Wesen dauernd, bei andern vorübergehend, das Protoplasma auch nackt, d. h. ohne Zellhaut zu leben vermag, — wie es für die tierische Zelle die Regel ist, — redete man in diesen Fällen von nackten Zellen; das ist im Grunde genommen eine wider-

sinnige Bezeichnung, die man aber beibehält, um die wissenschaftliche Terminologie nicht mit einem neuen Namen zu belasten.

Wenn wir in unserm mikroskopischen Präparat nicht einige wenige, sondern zahlreiche Amöben beobachten können, so rührt das daher, daß sie sich im Infus stark vermehrt haben, und die Art und Weise der Vermehrung werden wir vielleicht auch direkt beobachten können (vgl. Abb. 3 a. S. 15). Wir sehen dann, wie sich zuerst der Kern in zwei gleiche Kerne teilt, und wie sich hierauf auch der Zellenleib in zwei gleiche Teile auseinanderschnürt derart, daß jede Hälfte ihren Zellkern mitbekommt. So sind aus einer Zelle durch Zellteilung zwei Tochterzellen geworden, die dann, günstige Bedingungen vorausgesetzt, wieder zur Größe ihrer Mutterzelle heranwachsen, um sich abermals zu teilen. Auch die Amöbenzelle entsteht also nicht aus toter Substanz, sie stammt vielmehr wie alle anderen lebenden Zellen von anderen Zellen ab.

Nun noch einige physiologische Bemerkungen. Das Wachstum und die Zellteilung ist natürlich nur dann möglich, wenn die Amöbenzelle Nahrung aufnehmen und dieselbe in Körpersubstanz umbilden kann, eine Umbildung, die man *Assimilation* nennt. Die Nahrungsaufnahme nun können wir bei der Amöbenzelle besonders gut beobachten: indem sie dahinkriecht, umfließt sie mit ihrem Protoplasma kleine Partikelchen; sobald solche nicht zur Nahrung taugen, z. B. kleine Sandkörnchen sind, werden sie an beliebigen Stellen der Zelloberfläche unverändert wieder ausgestoßen. Andernfalls werden sie verdaut, d. h. sie verschwinden für unser Auge, indem sie in letzter Linie zum größten Teil in protoplasmatische Körpersubstanz überführt werden. Bei sehr reichlicher Nahrungszufuhr wird auch ein Teil der aufgenommenen Nahrung nicht sofort zum Aufbau neuen Protoplasmas benutzt, vielmehr vorläufig in andere Stoffe, sog. Reservestoffe verwandelt, die zunächst in der Zelle aufgestapelt werden und dann in Form körniger oder anderer Einschlüsse des Protoplasmas uns in die Augen fallen. So kann man z. B. Öltröpfchen nicht selten als Reservestoffe in der Amöbenzelle beobachten. Im Gegensatz zum Zellkern, der ein Organ der Zelle ist, darum stets sichtbar und nicht je nach Bedarf bald auftauchend, bald verschwindend, — allenfalls in manchen Entwicklungsstadien niederer Wesen in kleine Partikel zerfallend, dann schwer nachweisbar, — und wie die Zelle selbst stets nur durch Teilung sich vermehrend, können diese Reservestoffe je nach Bedarf aus anderen Stoffen gebildet werden und wieder verschwinden, indem sie in andere Stoffe übergehen.

Ist nun die Nahrungsaufnahme eine derartige, wie wir sie bei der Amöbe beobachten konnten, d. h. werden feste Massen verschluckt, so reden wir von *„tierischer" Nahrungsaufnahme.* Nehmen Tiere doch

gleichfalls geformte Nahrung auf. Im Gegensatz hierzu pflegt man von „*pflanzlicher*“ *Nahrungsaufnahme* dann zu reden, wenn die zellhautumkleideten Zellen höherer Pflanzen, z. B. die Wurzelzellen eines Baumes, im Wasser gelöste Stoffe durch Diffusion in ihr Inneres aufnehmen, um sie zu assimilieren oder anderen Teilen des Baumes als Nährstoffe zuzuführen. Diese Art und Weise der Ernährung ist ja bei solchen Zellen die einzig mögliche, weil geformte Massen die Zellhaut nicht passieren können. Tierische Nahrungsaufnahme ist somit nur bei nackten Zellen möglich. Haben wir nun eben direkt beobachten können, daß die Amöbe sich tierisch ernährt, so ist damit keineswegs gesagt, daß sie nicht nebenher auch nach Pflanzenart gelöste Stoffe aufnimmt, wenngleich wir solche Nahrungsaufnahme nicht ohne weiteres mikroskopisch sehen können. Den Sauerstoff, den sie zu ihrer Atmung braucht, nimmt sie ja ohnehin, wie alle Zellen, die seiner bedürfen, in wassergelöster Form auf, er steht ihr, als untergetaucht lebender Zelle nur insoweit, als er im Wasser ihres Standortes gelöst ist, zur Verfügung. Die Sauerstoffaufnahme erinnert uns daran, daß solch eine Amöbenzelle nicht nur assimiliert, sondern auch atmet, ihre Sauerstoffaufnahme entspricht vollkommen derjenigen, die durch die Lungen von Tieren und Menschen erfolgt, und die Atmung besteht darin, daß organische Stoffe nicht assimiliert, sondern im Gegenteil durch den Sauerstoff zerstört, *dissimiliert* werden, wie der Kunstausdruck lautet, um als Kohlensäure und Wasser ebenso wie bei unserer eigenen Atmung den Körper zu verlassen, und diese *Dissimilation* liefert die Betriebsenergie für das Leben der Zelle; wenngleich wir den Vorgang der Dissimilation nicht direkt mikroskopisch wahrnehmen können, so sind wir doch häufig in der Lage, seine Folgen zu beobachten. Wenn wir einer gut genährten, darum mit Reservestoffen vollgestopften Amöbenzelle alle Nahrung entziehen, indem wir sie in reines Wasser übertragen, so sehen wir, wie die Reservestoffe allmählich abnehmen und die ganze Zelle abmagert. Das ist eben die Folge der Dissimilation, durch welche die genannten Stoffe zu Kohlensäure und Wasser verbrannt werden, was nunmehr sichtbar wird, da der Ausfall durch Assimilation neuer Nährstoffe nicht mehr gedeckt werden kann.

Wollten wir nun an dieser scheinbar so einfach gebauten Amöbe auf weitere Einzelheiten ihrer Organisation achten, so würde sich zeigen, daß sie in Wirklichkeit ein äußerst kompliziert gebautes Wesen ist; zumal der Bau und die Teilungsweise des Zellkerns birgt noch viele Fragen, die wir hier nicht einmal andeuten können. Auch ist mit der Beschreibung der Zelle und ihrer Zweiteilung der ganze Entwicklungsgang einer Amöbe noch keineswegs erschöpfend dargestellt. Z. B. würden wir

finden, daß sie sich bei bestimmten ungünstigen Bedingungen, beim Austrocknen des Wassers, in dem sie lebt, abrundet und eine schützende Hülle um ihr Protoplasma ausscheidet, innerhalb deren dieses ein unsichtbares, „latentes“ Leben führt, d. h. im ruhenden Dauerzustand verharrt. Bei Wiedereintritt günstigerer Bedingungen wird die tote Hülle gesprengt, das Protoplasma nimmt wieder seine amöboide Gestalt an, kriecht umher, und die Zelle beginnt wieder sich durch Teilung zu vermehren. Es kann also die für gewöhnlich nackte Zelle auch einmal eine Haut ausbilden, man sagt, sie „encystiert“ sich, sie bildet eine *Cyste*. In solcher Cyste ist das Protoplasma stets wasserärmer als im nackten Zustand, nämlich von einer etwa wachsartigen Konsistenz, und es ist eine durchgängige Erscheinung, daß wasserarmes Protoplasma gegen alle Unbilden widerstandsfähiger ist als wasserreiches.

Nachdem wir somit gesehen haben, daß das „Erhaltungsmäßige“ in den Reaktionen der lebenden Zelle gegenüber den wechselnden Bedingungen der Außenwelt uns auch bei der Amöbenzelle klar entgegentritt, beschließen wir diese skizzenhafte Darstellung, um nach weiteren charakteristischen Kleinlebewesen in unserem Infus zu suchen.

In sehr großer Zahl treffen wir Vertreter der sogen. *Geißelinfusorien*, *Geißelpflänzchen* oder *Flagellaten* (Abb. 4), von den Amöben schon auf den ersten Blick durch ihre weitaus lebhaftere Bewegung zu unterscheiden, in welcher Beziehung sie den Wimperinfusorien etwa ebenbürtig sind. Auch besteht die Bewegung der Regel nach nicht wie bei den Amöben in einem Kriechen am Boden, sondern in einem Schwimmen in der Flüssigkeit. Die Körpergestalt ist oft birnenförmig, das Vorderende zugespitzt, und an diesem sitzen die Bewegungsorgane, sog. Geißeln, Flagellen, d. h. ziemlich lange, meist nur in geringer Zahl, oft nur in Einzahl vorhandene Fortsätze des Protoplasmas, die, schraubenförmig rotierend, die Flagellaten in eine drehende Vorwärtsbewegung versetzen. Selten ist der Körper starr, oft zeigt er deutliche amöboide Bewegung, bei anderen Arten aber nur geringe Gestaltsveränderung (sog. Metabolie), woraus wir schließen können, daß einerseits eine starre Zellhaut nicht vorhanden ist, es sich also auch um „nackte Zellen“ handelt, andererseits doch die äußersten Lagen des Protoplasmas etwas fester als bei Amöben sind, eine sog. *Pellicula* (Plasmahaut, Plasmamembran) bilden, die sehr verschieden ausgestaltet sein kann. Genauere Betrachtung des Flagellatenkörpers würde uns sodann zeigen, daß es sich wiederum um einzellige Wesen handelt. Im Innern jeder Zelle können wir den Zellkern beobachten, daneben Safträume und Reservestoffe verschiedener Art, z. B. Öltröpfchen, Stärkemehlkörnchen u. a. m. Die Vermehrung erfolgt auch hier wieder durch Zellteilung. Zuerst

teilt sich der Zellkern in zwei Tochterkerne, und hierauf zerfällt das Protoplasma durch Längsteilung in zwei Tochterzellen mit je einem Kern. Nicht selten können wir beobachten, daß diese Längsteilung stattfindet, nachdem die ursprünglich nackte Zelle eine besondere Hülle ausgeschieden hat, innerhalb deren die Teilung ungestört vor sich gehen kann. Auch zum Schutz gegen ungünstige Außenbedingungen umgibt sich die Flagellatenzelle nicht selten mit einer Hülle, encystiert sich also ebenso wie die Amöben. Hierbei könnte man bei Beobachtung bestimmter Flagellatenformen auch finden,

Abb. 4. Flagellaten.

a Bodo edax nach Klebs aus Senn in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien (Verg. 1000); farbloser Flagellat. *b Euglena viridis* nach Senn in Engler-Prantl (Vergr. 1000); Flagellat mit grünem, sternförmigem Chlorophyllkörper. *c Chrysamoeba radians* nach Klebs aus Senn in Engler-Prantl (Vergr. 1000); Flagellat mit zwei braungefärbten Farbstoffträgern. *d Leptomonas muscae domesticae* nach Stein aus Senn, in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien (Vergr. 1000); farbloser Flagellat. Eine Zelle in Teilung begriffen.

daß nicht die ganze Zelle, sondern nur ein zentraler, den Zellkern einschließender Teil des Protoplamas sich mit einer Haut umgibt, während die peripheren Teile zugrunde gehen. Man spricht dann von *Sporenbildung*, genauer noch von der Bildung von *Endosporen*; das ist ein Vorgang, den wir in ähnlicher Weise wieder bei Bakterien antreffen und bei diesen genauer schildern werden. Fragen wir nun, ob eine solche Flagellatenzelle höher organisiert sei als eine Amöbe, so dürfen wir diese Frage bejahen, zweifellos wenigstens, wenn wir uns

auf Feinheiten im Bau der Zelle, des Kernes, der Kernteilung usw. nicht einlassen, sondern lediglich auf die äußere Gestalt der Zelle achten. Einmal darum, weil wir bei den meisten Flagellaten Vorder- und Hinterende deutlich unterscheiden können. Die Flagellaten sind „polar" gebaut; auch die höheren Pflanzen erfreuen sich bekanntlich des Besitzes einer *Polarität,* sie lassen Wurzel- und Sproßpol unterscheiden, die etwa dem Hinter- und Vorderende der Flagellaten entsprechen würden. Ein weiterer Vorzug der Flagellaten- vor der Amöbenzelle besteht darin, daß besondere Bewegungsorgane ausgebildet sind, während bei der Amöbe die gesamte Körperoberfläche als Bewegungsorgan dienen muß, weshalb diese auf eine festere Ausbildung der äußersten Protoplasmaschichten Verzicht leistet. Die Nahrungsaufnahme der Flagellatenzelle besteht großenteils in der Aufnahme flüssiger und gelöster Stoffe, daneben kann auch tierische Nahrungsaufnahme stattfinden, z. B. werden von manchen Flagellaten auch Bakterien gefressen. Solche feste Teilchen werden oft am vorderen Ende der Zelle verschlungen, es ist also dann ein richtiger Zellenmund vorhanden, während bei den Amöben die gesamte Oberfläche diesem Zweck dienstbar war. Alles in allem können wir sagen, daß in der Flagellatenzelle die Arbeitsteilung zwischen den Organen viel weiter vorgeschritten ist als in der Amöbenzelle, weshalb wir sie als höher organisiert bezeichnen dürfen.

Amöben und Flagellaten haben wir bis jetzt ausschließlich in der Form von durchsichtigen farblosen Zellen kennen gelernt. Nun würden wir aber, selten zwar bei Amöben, recht häufig jedoch bei Flagellaten, zumal wenn wir die mikroskopische Untersuchung des Infuses erst dann vornehmen, wenn die Mineralisierung in demselben schon ziemlich weit vorgeschritten ist, auch grün-, seltener auch anderes, z. B. braungefärbte Zellen beobachten (Abb. 4, b und c). Die Färbung beruht darauf, daß sich im Protoplasma dieser Zellen in Ein- oder Mehrzahl kleine gefärbte Körperchen vorfinden, die aber nicht lediglich Reservestoffe sind, sondern ebenso wie etwa der Zellkern Organe der Zelle, die stets durch Zweiteilung sich vermehren, stets also von ihresgleichen abstammen und von den Mutter- auf die Tochterzellen übergehen. Es handelt sich um dieselben Gebilde, die wir auch in den Zellen höherer Pflanzen antreffen und die als Chlorophyllkörper oder Chlorophyllkörner (Farbstoffträger, *Chromatophoren*) bekannt sind, von deren Bedeutung für ihre Träger nicht nur, sondern auch für den gesamten Haushalt der Natur später die Rede sein soll. Treten solche grüne Flagellaten in großer Menge auf, und das ist dann der Fall, wenn wir unsere Infuse am Licht stehen lassen, so kann ein Infus schon dem unbewaffneten Auge durch und durch grüngefärbt erscheinen.

Diese Färbung würde allerdings nicht bloß auf grüne Flagellaten zurückzuführen sein, vielmehr entwickeln sich mit der Zeit auch einzellige grüne Pflänzchen, *Algen* in unserem Infus, Formen, die auch draußen im Freien oft in riesenhafter Zahl vereint auftreten und jedermann in Form jener grünen Anflüge, Überzüge auf alten Baumstämmen, Steinen usw. aufgefallen sind. Die Zellen solcher Algen sind rund, stäbchenförmig, oder wohl auch von komplizierterer Gestalt; sie sind beweglich oder unbeweglich, meist aber letzteres, und von den bislang betrachteten Organismen scharf unterschieden und ohne Einschränkung als Pflanzen zu bezeichnen, weil bei ihnen wie bei höheren Pflanzen das Protoplasma nicht nackt ist, sondern mit seinen Organen und sonstigen Einschlüssen in eine besondere Zellhaut (Zellulosehaut) eingeschlossen erscheint. Diese Zellhaut ist fast immer so deutlich, daß man sie unter dem Mikroskope ohne Schwierigkeiten direkt sehen kann; besonders deutlich wird sie an toten Zellen, deren Inhalt zum Teil verschwunden ist. Folge dieses Umkleidetseins mit einer Zellhaut ist, daß die Zelle, obwohl ihr Protoplasma von derselben fast flüssigen Konsistenz wie etwa das einer Amöbe ist, doch stets eine bestimmte ziemlich starre, ihm von der Zellhaut aufgezwungene, für die einzelnen Arten charakteristische Gestalt aufweist. Amöboide Bewegung oder andere sehr weitgehende Formänderungen fehlen bei zellhautumkleideten Zellen.

Abb. 5. Grüne Algen. *a Pleurococcus vulgaris* nach Wille in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien. (Vergr. 540.) *b Ulothrix zonata* n. Klebs aus Oltmanns, Algen. (Vergr. 500.) Zellfaden, der Schwärmsporenbildung zeigt.

Die Zellen zeigen in ihrem Protoplasma, wie üblich, Zellkern, Chlorophyllkörper in Ein- oder Mehrzahl, Vakuolen, außerdem Reservestoffe; vor der Zellteilung teilt sich der Kern in zwei Tochterkerne, das Protoplasma wird durch eine zwischen beiden Tochterkernen sich ausbildende Zellwand, die das Zellumen quer durchsetzt, in zwei Hälften zerlegt, und indem diese Querwand endlich sich in zwei Lamellen spaltet, zerfällt die Zelle in zwei, wiederum allseitig von einer Zellhaut umkleidete Tochterzellen. Vor der Zellteilung haben sich auch die Chlorophyllkörper an Zahl verdoppelt; jede Tochterzelle erhält den gleichen Anteil. Häufig treten solche Algenzellen, — gleiches gilt übrigens für viele Flagellaten, — nicht einzeln, sondern zu mehreren vereint auf, indem sie Gallertmassen ausscheiden, innerhalb deren dann die Zellen liegen, oder indem die Zellen nach der Zellteilung zu Fäden aneinandergereiht bleiben (Abb. 5 b), oder auch auf andere Weise zusammengelagert bleiben (Abb. 5 a).

Solche Vergesellschaftungen von Zellen, in welchen jede Zelle ebenso aussieht wie die andere, und eben dasselbe leistet wie die andere, nennt man *Zellkolonien* im Gegensatz zu höheren Wesen, die zwar ebenfalls vielzellig sind, aber sogen. *Zellenstaaten* bilden, d. h. Vergesellschaftungen, innerhalb deren weitgehende Arbeitsteilung und Hand in Hand damit auch Unterschiede in der Gestalt der Zellen eingetreten sind; daß die Zellen einer Baumwurzel anders aussehen und anderes leisten als die eines Blattes, ist ja ohne weiteres einleuchtend. Übrigens würden wir auch höher entwickelte grüne Algen in Form solcher Zellenstaaten in unserem Infus antreffen können, z. B. Algenfäden, deren basale Zellen der Anheftung der Fäden am Substrate dienen, deren Spitzen aber frei in die Flüssigkeit ragen; wir wollen sie hier aber übergehen, da sie für unsere Zwecke an Bedeutung zurücktreten, und da wir später noch Gelegenheit haben werden, in einigen höheren Pilzen kleine Zellenstaaten kennen zu lernen. Statt dessen sei noch erwähnt, daß bei vielen Algen das Protoplasma aus der Zellhaut austreten, Geißeln bilden, und eine Zeitlang als sog. *Schwärmspore* nackt umherschwärmen kann, die sich dann bald wieder mit Zellhaut umgibt und sich durch Teilung vermehrt (vgl. Abb. 5b). Auf ein eigenartiges Vorkommen grüner einzelliger runder Algen, welches uns wohl in unserem Infus entgegentreten könnte, sei endlich noch hingewiesen: Nicht selten findet sich nämlich eine Anzahl solcher Algen in jenen oben ganz kurz behandelten Wimperinfusorien eingeschlossen, und zwar nicht als verschluckte und dem Tod geweihte Nahrungsbrocken, sondern als lebendige, lebhaft sich teilende Zellen. Jene Infusorien gewähren diesen Algen also sozusagen eine Wohnstätte innerhalb ihres Protoplasmas, und zum Entgelt dafür — das werden wir erst später genau verstehen — liefern die Algen ihren Wirten Nahrung. Es scheint somit ein freundschaftliches, gegenseitiges Verhältnis zu sein, in welchem beiderlei Zellen miteinander leben — eine sog. *Symbiose*, und da wir später auch im Bakterienleben Symbiosen begegnen werden, wollen wir hier schon auf diesen Sonderfall einer Symbiose achten. Ob freilich das Verhältnis ein durch und durch freundschaftliches ist, darüber kann man streiten. Vielleicht ist es richtiger, die Algen als Gefangene der Wimperinfusorien zu betrachten.

Während die bislang genannten Algen etwa dieselbe Farbe aufweisen wie die höheren Gewächse unserer Wälder und Wiesen, begegnen wir nun in unseren Präparaten zweifellos noch anders gefärbten Algen, nämlich blaugrünen, bei deren Betrachtung wir noch einen Augenblick verweilen müssen, da man zwischen ihnen und den Bakterien verwandtschaftliche Beziehungen konstruiert hat, und da sie aus diesem Grunde für uns von ganz besonderem Interesse sind (Abb. 6). Es handelt sich ent-

weder um einzellige oder um koloniebildende Algen, auch Anläufe zur Bildung von Zellenstaaten finden sich; die Zellen sind stets zellhautumkleidet und rund oder langgestreckt oder auch noch anders geformt;

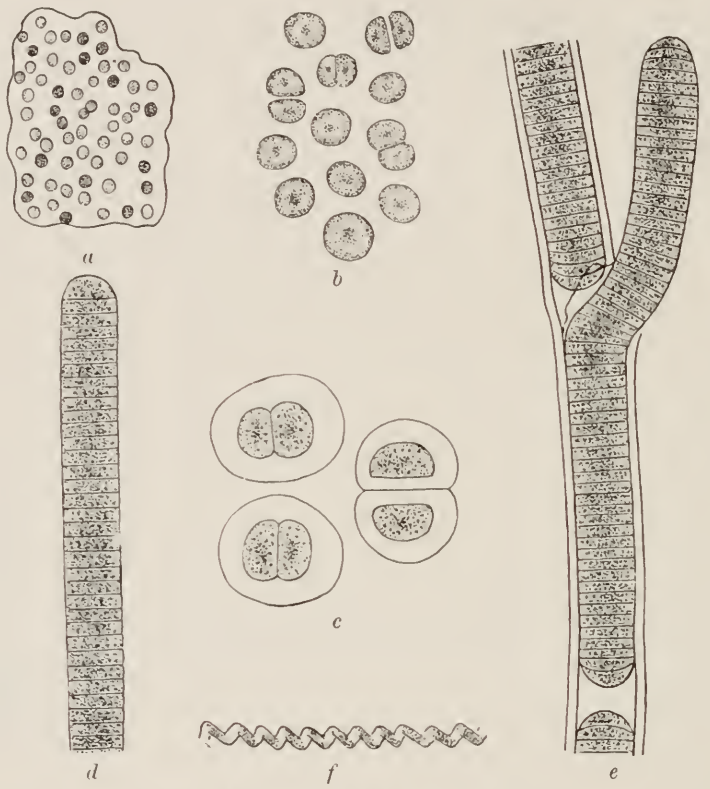


Abb. 6. Blaugrüne Algen.

a Aphanocapsa Castagnei nach Kirchner in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien. (Vergr. 575.) Runde, in Gallerte eingeschlossene Zellen. *b Synechocystis aquatilis* nach Sauvageau a. Kirchner in Engler-Prantl. (Vergr. 1000.) Runde, z. T. in Teilung begriffene Zellen. *c Chroococcus turgidus* nach Kirchner in Engler-Prantl. (Vergr. 575.) Runde Zellen in Gallerthüllen, z. T. in Teilung. *d Oscillatoria limosa* nach Kirchner in Engler-Prantl. (Vergr. 575.) Zellfaden. *e Plectonema Wollei* nach Kirchner in Engler-Prantl. (Vergr. 260.) Umscheideter Zellfaden mit „gleitender Verzweigung" (vgl. später). *f Spirulina major* nach Gomont a. Kirchner in Engler-Prantl. (Vergr. 800.) Schraubig gedeckte Zellen. — Bei *b, c, d, e* schimmert in der Mitte der Zellen der „Zentralkörper" durch, der mancherseits für ein Äquivalent des Zellkerns gehalten wird.

so hat man auch schraubenförmige Zellen nachweisen können. Sehr häufig sind die Zellen zu Fäden vereint, die auch noch in besonderen hohlzylindrischen Hüllen, sog. Scheiden, darinstecken können. Sie sind un-

beweglich oder beweglich, im letzteren Falle führen die Fäden eigenartige Kriechbewegungen oder „pendelartige“ Schwingungen aus, ohne daß Bewegungsorgane nachweisbar wären. Über den Mechanismus dieser Bewegungen wollen wir uns hier aus guten Gründen ausschweigen, nur soviel erwähnen, daß die Bewegung wohl mit geringen Deformationen der Einzelzellen des Fadens verbunden ist, — sehr weitgehende Deformation ist bei zellhautumkleideten Zellen nicht zu erwarten. Die Zellvermehrung beruht stets auf einer Teilung, Spaltung der Zellen in zwei gleiche Tochterzellen; man hat diese blaugrünen Algen oder *Cyanophyceen* danach auch als *Spaltalgen* bezeichnet. Auf den sehr komplizierten und sehr verschieden gedeuteten Bau des Protoplasmas dieser Zellen gehen wir hier nicht ein und erwähnen nur kurz, daß der blaugrüne Farbstoff dieselbe Funktion hat wie der grüne der anderen Algen, und daß ferner die Frage, ob die Zellen der Spaltalgen einen Zellkern besitzen, ob sie kernlos sind, oder ob andere dem Zellkern äquivalente Gebilde vorhanden sind, noch durchaus strittig ist. Das ist für uns von Bedeutung, weil wir nachher bei Besprechung der Bakterienzelle ganz ähnlichen Kontroversen begegnen werden. Falls solche blaugrüne Algen massenhaft im Infus auftreten — und das kann wie bei allen anderen Algen stets nur dann der Fall sein, wenn der Infus am Licht steht —, so fallen sie, da sie gesellig aufzutreten pflegen, dem bloßen Auge bereits als blaugrüne, übrigens häufig auch etwas anders nuancierte Fetzen oder Häute auf. Als solchen begegnen wir ihnen ja auch häufig draußen im Freien an feuchten, unreinen Mauern oder ähnlichen Standorten.

Haben wir nun in aller Kürze einige Algen kennen gelernt, so müssen wir uns jetzt noch jenen niederen Pflanzen zuwenden, die sich von den Algen dadurch unterscheiden, daß sie keine grüne Färbung durch Chlorophyll aufweisen, sich als Pflanzen aber, gleich den Algen, durch den Besitz einer ihr Protoplasma umschließenden Zellhaut ausweisen und darum als chlorophyllfreie Parallelgruppe zu den Algen aufgefaßt werden dürfen, nämlich den *Pilzen*. Vertreter derselben sind fast stets in größerer Zahl in Infusen anzutreffen, die ihnen vortreffliche Ernährungsbedingungen darbieten, und auch von ihnen können wir natürlich nur einige wenige der allerhäufigsten uns ansehen, und zwar wiederum in erster Linie solche, die wir später bei Behandlung der Bakterien zum Vergleich mit heranzuziehen haben werden.

In großer Menge beobachten wir zunächst Pilzzellen von rundlich-eiförmiger Gestalt, stets unbeweglich, oft zu mehreren von etwas verschiedener Größe zu Verbänden vereint (Abb. 7). Die Gestalt ist starr, woraus wir schon auf den Besitz einer Zellhaut schließen können. Beobachten können wir, ähnlich wie bei den Algen, die Haut wiederum be-

sonders leicht an abgestorbenen Zellen, deren Protoplasma zum großen Teil verschwunden ist. Da von Chlorophyllkörnern nichts zu sehen ist, stellen wir diese Form zu den Pilzen. Im Protoplasma beobachten wir einen Zellkern, Zellsafträume und wohl auch Reservestoffe. Welche Pilze es sind, wird uns klar, wenn wir die eigenartige Vermehrungsweise ihrer Zellen ins Auge fassen. An einer Stelle der Oberfläche einer Zelle erscheint ein kleines Knöpfchen, d. h. eine mit Protoplasma gefüllte Ausstülpung der Zellhaut, die allmählich heranwächst, bis sie ungefähr die Größe der erstgenannten Zelle erreicht hat. Nun sehen wir, daß es eine Tochterzelle ist, die auf solche Art aus der Mutterzelle herausgesproßt ist. Wir haben sog. *Sproßpilze* vor uns. Die Tochterzelle schnürt sich entweder von der Mutterzelle ab, oder bleibt auch vorläufig mit ihr verbunden, um ihrerseits, häufig sogar schon ehe sie ganz herangewachsen ist, eine Tochterzelle heraussprossen zu lassen. So können ganze Sproßverbände entstehen. Zu diesen Sproßpilzen — einer Habitusbezeichnung, unter welcher verschiedene Pilze zusammengefaßt werden — gehören u. a. auch die Hefepilze, welche Most zu Wein und Würze zu Bier vergären. Kommen solche Hefepilze in ungünstige Bedingungen, unter denen sie nicht weiter sprossen können, so sind sie zum Teil imstande, Sporen in ihrem Innern auszubilden, die, meist in der Vierzahl in jeder Zelle entstehend, widerstandsfähiger sind als die Zellen, die sie ausbildeten, und somit als Dauerzellen anzusprechen sind; unter günstigen Bedingungen können sie später wieder zu sprossenden Zellen auskeimen. Es gibt eine Gruppe von Pilzen, die man als *Schlauchpilze* bezeichnet, weil sie in bestimmten, oft keulenförmig angeschwollenen Zellen, sog. „Schläuchen", die ihrerseits zu mehreren in sog. „Schlauchfrüchten" vereinigt sein können, eine Anzahl, meist acht Sporen ausbilden. Man hält dafür, daß auch die sporenführenden Sproßpilzzellen als Schläuche, die Sporen als Schlauchsporen anzusprechen sind, weshalb man diese Sproßpilze auch als eine besondere Abteilung der Schlauchpilze betrachtet. Wir werden später sehen, daß man zwischen den Schlauchpilzen und bestimmten Bakterien verwandtschaftliche Beziehungen aufzudecken versucht hat.

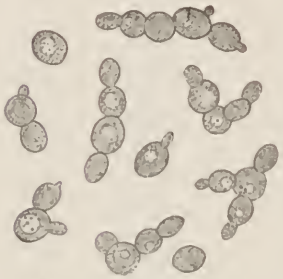


Abb. 7. Sproßpilze. Vergr. ca. 500. Erklärung im Text.

Ebenfalls zu den Schlauchpilzen gehören nun eine ganze Zahl jener gemeinen sog. *Schimmelpilze*, von denen wir jetzt noch den gewöhnlichen Pinselschimmel untersuchen wollen, um so ein Beispiel für einen typischen Zellenstaat kennen zu lernen, d. h. wie erwähnt, eine vielzellige

Pflanze, bei der nicht alle Zellen nach Gestalt und Funktion gleich, sondern verschiedenartig ausgebildet sind. Erblicken wir nun solchen Pinselschimmel auf unserem Infus, so fassen wir ihn mit der Pinzette, breiten ihn in einem Tropfen Wasser sorgfältig aus und betrachten ihn mikroskopisch (Abb. 8). Alsbald sehen wir, daß er aus Fäden aufgebaut ist. Diese Fäden oder *Hyphen* bestehen aus aneinandergereihten, zellhautumkleideten Zellen, in jeder Zelle sieht man das Protoplasma mit Zellkernen, Zellsaft und Reservestoffen, z. B. Öltropfen. Auffallend ist, daß jede Zelle mehrere Kerne führt; wir haben also hier ein Beispiel für mehrkernige Zellen. Genauere Betrachtung der Wachstumsweise der Hyphen, die man in ihrer Gesamtheit auch als *Mycel* des Pilzes bezeichnet, würde uns darüber belehren, daß auch hier der Zuwachs durch Zellteilung erfolgt, daß aber die Zellen sich nach der Teilung nicht voneinander trennen, sondern aneinandergereiht bleiben und daß sich ferner nicht alle Zellen gleichmäßig teilen, vielmehr nur die Spitzenzellen der Fäden. Es findet sog. *Spitzenwachstum* statt. Die weiter rückwärts liegenden Zellen haben Teilungs- und Wachstumsfähigkeit, wenigstens unter normalen Verhältnissen eingebüßt. Die Fäden sind nun vielfach verzweigt. Wir sehen, wie einzelne Zellen der Fäden seitliche Auswüchse treiben, die sich verlängern und so zu Anlagen von Seitenzweigen werden, die sich dann ihrerseits durch Spitzenwachstum verlängern und Seitenzweige höherer Ordnung treiben können. Nun macht sich aber noch eine weitere Arbeitsteilung zwischen den Zellen des Mycels, außer der eben schon genannten geltend: Die bisher beschriebenen Zellen des Pilzes sind die sogen. vegetativen, sie bauen den Körper des Pilzes auf, indem sie in dem Substrat oder diesem ziemlich dicht aufgelagert dahinwachsen und Nährstoffe aufnehmen. Andere Fäden aber, die in den Dienst der Fortpflanzung treten, erheben sich senkrecht vom Substrat nach oben,

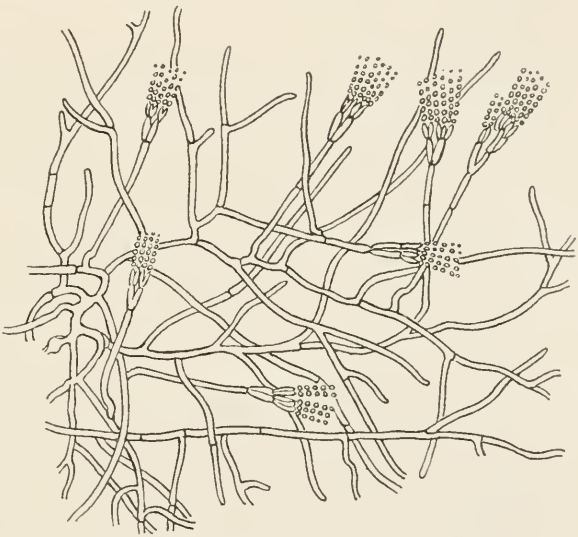


Abb. 8. Pinselschimmel nach Brefeld. (Vergr. 150.)

verzweigen sich mehrfach wirtelförmig, so daß kleine pinselähnliche Gebilde entstehen (daher der Name des Pilzes), und die letzten Auszweigungen dieser Pinsel schnüren an ihrer Spitze nacheinander eine große Zahl reihenförmig gestellter kleiner runder oder ovaler Zellen ab, die, in ungeheurer Menge gebildet, vom Winde fortgetragen werden, um an günstigen Stellen wieder zu verzweigten Pilzfäden von der soeben geschilderten Gestalt auszuwachsen. Solche äußerlich abgeschnürte, der Fortpflanzung dienende Pilzzellen pflegt man als *Conidien* zu bezeichnen, im Gegensatz zu den *Sporen*, die, wie oben gesagt, stets im Innern einer Mutterzelle entstehen. Die massenhafte Produktion solcher Conidien bewirkt, daß sich derartige Pilze „mit edler Unverschämtheit" überall eindrängen, wo sie halbwegs genügende Nahrung finden. Die Conidien sind es auch, die dem sonst farblosen Pilz das grünlich graue Aussehen verleihen. Kurz sei noch erwähnt, daß der Pinselschimmel außer diesen Conidien auch Schlauchfrüchte hervorbringen kann, weshalb er zu den oben genannten Schlauchpilzen zu stellen ist. Ein biologischer Unterschied zwischen ihm und sämtlichen bisher erwähnten Organismen ist aber noch besonders zu betonen: er ist, wie die Bildung der Conidien zeigt, dem *Luftleben* angepaßt, er entwickelt seine Conidienträger nur dann, wenn er Gelegenheit hat, sie von der Oberfläche des feuchten Substrats, in oder an dem er wächst, senkrecht emporzusenden in die nicht mit Wasserdampf gesättigte Luft. Alle anderen Wesen, die den Infus bevölkerten, sind, soweit wir sie erwähnt haben, im Gegensatz dazu derart organisiert, daß sie ihren ganzen Entwicklungsgang untergetaucht, also dauernd von Wasser umgeben, vollenden können, oder sogar vollenden müssen. Auch in dieser Beziehung darf von den bislang behandelten Organismen der Pinselschimmel als der am höchsten organisierte betrachtet werden; ist es doch ein allgemeines Gesetz, daß die höheren Wesen sich von dem Wasserleben, das ihre Ahnen geführt haben, emanzipieren und dem Luftleben mehr und mehr sich anpassen. Außer diesem Pinselschimmel, der seinerseits in sehr vielen ähnlichen Formen auftritt, gibt es nun noch andere ihm mehr oder minder nahe verwandte Schimmelpilze, zahlreich wie der Sand am Meer. Einer der bekanntesten ist der sog. Gießkannenschimmel, so benannt, weil seine Conidienträger nicht pinselförmig aussehen, sondern oben keulig angeschwollen sind, von welcher Anschwellung allseitig die die Conidienketten abschnürenden Zweige ausstrahlen, so daß ein Anblick ähnlich dem der Brause einer Gießkanne zustande kommt. — Zu nennen wäre hier auch der sog. Kopfschimmel, der ebenfalls ein verzweigtes, mit Spitzenwachstum begabtes Fadensystem vorstellt, aber ungleich dem des Pinsel- oder Gießkannenschimmels aus einer einzigen,

vielfach verästelten großen Zelle besteht. Von derselben erheben sich einzelne Zweige nach oben und tragen an der Spitze eine rundliche köpfchenartige Zelle, innerhalb deren sich die Verbreitungsorgane, die wir somit hier als Sporen zu bezeichnen haben, bilden. Durch Zerfließen der Wand jener kopfartigen Zelle werden sie frei und können dann durch Luftströmungen verbreitet werden. Ist dieser Kopfschimmel somit ganz wesentlich anders gebaut als die beiden vorhergenannten Pilze, so gehört er naturgemäß auch einer ganz anderen Gruppe von Pilzen an, den sogenannten Brückenpilzen, auf deren genauere Betrachtung wir aber verzichten müssen.

Wir werden später davon hören, daß solche und ähnliche Pilze, wenngleich höher organisiert als Bakterien, mit diesen doch vielfach die Standorte teilen. Keime von beiden sind in der Natur stets gemeinsam vorhanden; ob Pilze oder Bakterien sich lebhafter entwickeln und das Übergewicht erhalten, hängt wesentlich von den Standortsbedingungen ab. Eine allgemeine Erfahrung ist die, daß Pilze auf sauer reagierenden Böden im allgemeinen besser gedeihen als Bakterien. Doch zeigt diese Regel, wie wir später noch hören werden, vielfach Ausnahmen.

Im Fluge haben wir jetzt eine kleine Zahl der unseren Infus bevölkernden Mikroorganismen kennen gelernt, zum größeren Teil waren es einzellige Wesen, zum kleineren solche, deren Zellen nicht einzeln leben, sondern zu Kolonien vereinigt sind. Nur nebenher warfen wir einen flüchtigen Blick auf einige Zellenstaaten. Soweit alle diese Lebewesen aus mit Zellhäuten umkleideten Zellen bestehen, werden sie, wie wir sahen, zu den Pflanzen gerechnet, so die Algen und Pilze.

Bei den anderen Formen, die als nackte Zellen uns entgegentreten, kann man oft zweifelhaft sein, ob man sie zu den niederen Tieren oder niederen Pflanzen rechnen soll, oder ein besonderes Reich, das der Protisten, für sie schaffen, da eben in diesen unteren Regionen der organisierten Welt die Unterschiede, die bei höheren Wesen die Unterscheidung so leicht machen, noch nicht hinreichend scharf ausgeprägt sind. So gilt auch heute noch das Wort eines hervorragenden Botanikers[1]) des vorigen Jahrhunderts, daß zu den niederen Tieren diejenigen niederen Wesen zu rechnen seien, die von den Zoologen bearbeitet werden, während zu den niederen Pflanzen diejenigen zu rechnen seien, die Untersuchungsobjekte der Botaniker darstellen.

Meistens besteht die Übung, von den nacktzelligen Mikroben, die wir kennen gelernt haben, die Amöben und die Wimperinfusorien den Zoologen als wissenschaftliche Beute zu überlassen, die Flagellaten aber

1) Anton de Bary.

den Botanikern. Wenn die Flagellaten wesentlich von Botanikern bearbeitet worden sind, so hat das darum seine innere Berechtigung, weil ein großer Teil derselben mit den höheren Pflanzen den Besitz des Chlorophylls teilt. Man könnte nun versucht sein, die Grenze auch so zu ziehen, daß man die grünen Flagellaten als Pflanzen, die farblosen, des Chlorophylls entbehrenden aber als Tiere verzollt. Das wäre aber ganz unnatürlich, weil man dann Organismen, die, abgesehen von diesem Unterschiede aufs engste verwandt sind, auseinanderreißen müßte. Fällt es doch auch niemandem ein, einzelne chlorophyllose Pflanzen, die unter den höheren Gewächsen vorkommen, aus dem Pflanzenreich hinauszuweisen oder den Pilzen die Bewertung als Pflanzen abzusprechen.

Alle bisher genannte und noch viele andere Wesen, die wir zweifellos bei längerem Suchen im Infus hätten antreffen können, treten nun an Individuenzahl ganz außerordentlich zurück hinter den Bakterien, welche kennen und verstehen zu lernen wir durch die bisherigen Ausführungen hinreichend vorbereitet sind.

* * *

Es wird uns nicht schwer fallen, zwischen den bisher behandelten Kleinlebewesen noch andere zu beobachten, die durch ihre meist viel geringere Größe sowie durch ihre stattliche Zahl auffallen; das sind die *Bakterien*; bei der Bildung der Kahmhaut entfällt auf sie der Löwenanteil, aber auch in den untersten Schichten der Infuses finden wir Vertreter von ihnen. Sie sind also keineswegs in ihrer Gesamtheit an bestimmte Sauerstoffspannungen gebunden; neben Arten, die viel Luft lieben, umfassen die Bakterien solche, die am besten bei beschränktem Luftzutritt gedeihen, und auch solche, die ganz ohne Luftzutritt leben. Die Gestalt der verschiedenen Bakterien ist verschieden; bald sind die Zellen von der denkbar einfachsten Form und stellen winzig kleine Kügelchen (Abb. 9b) vor. Andere sind stäbchenförmige Zellen (Abb. 9a, a^1), die bald länger, bald kürzer gestreckt erscheinen, oder aber die Gestalt ist die einer Schraube (Abb. 9c,e); im letzteren Fall beobachten wir einen halben oder einen ganzen Schraubenumgang, oder auch deren mehrere. Bei längerwährender Beobachtung ein- und derselben Bakterienzelle fällt uns auf, daß die Gestalt nicht etwa amöboid veränderlich in ihrem Umriß, sondern fest bestimmt ist, und schließen daraus, daß sie eine mehr oder minder starre, ihre Zellform bestimmende Außenschicht besitzt. Ob diese Außenschicht allerdings eine besondere Zellhaut ist, die das nackte Protoplasma umgibt, oder ob die äußersten Lagen des

Protoplasmas selbst zu einer festeren Schicht verdichtet sind, würden wir bei der geringen Größe der Zellen ohne weiteres nicht deutlich erkennen können. Genauere Betrachtung sowie die Verwendung geeigneter Methoden, die wir später genauer schildern wollen, lehrt, daß ersteres der Fall ist, die Bakterien somit zu den pflanzlichen Mikroben gestellt werden müssen, und zwar mangels grüner Farbstoffkörper im Zellinnern, zu den Pilzen. — Die Bakterien sind des weiteren entweder unbeweglich, oder sie tummeln sich in lebhafter Schwimmbewegung in der Flüssigkeit umher. Schraubenbakterien sind, günstige Bedingungen vorausgesetzt, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle beweglich; ist ihre Gestalt doch geradezu als an drehende Vorwärtsbewegung „angepaßt" zu bezeichnen; sie wird gelegentlich sehr anschaulich mit einem Korkzieher verglichen, und dieser Vergleich bezieht sich nicht nur auf die Form, sondern auch auf die Funktion. Stäbchen- oder kugelförmige Bak-

Abb. 9. Bakterien. (Vergr. ca. 750.)

a und *a*¹ Stäbchenbakterien, z. T. kurz nach vollendeter Zellteilung. *b* Kugelbakterien, kettenförmig aneinandergereiht. *c* Kugelbakterien, zu einer *Zooglöa* vereinigt. *d* Schraubenbakterien, jede Zelle stellt einen ganzen Schraubenumgang dar. *e* Schraubenbakterien, jede Zelle stellt einen halben Schraubenumgang dar. Einige Zellen unmittelbar vor Bildung einer Querwand. *f* Stäbchenbakterien, zu Fäden aneinandergereiht; in den meisten Zellen hat sich je eine Spore gebildet.

terien können entweder beweglich oder dauernd unbeweglich sein, je nachdem diese oder jene Art vorliegt. Aber auch die beweglichen sind immer nur in bestimmten Entwicklungsstadien und unter sonst günstigen Bedingungen beweglich, können uns somit samt und sonders auch in unbeweglichem Zustand entgegentreten. Außer der Schwimmbewegung finden wir in einigen Fällen, die sich aber nicht auf die Bakterien im engeren Sinne beziehen, auch Kriech- oder eigenartige Pendelbewegungen, ganz ähnlich denen, wie wir sie bei bestimmten blaugrünen Algen (S. 25) kennen gelernt haben. Nach Bewegungsorganen würden wir, falls wir lebende Bakterien untersuchen, in fast allen Fällen vergeblich suchen; nur wenn wir zufällig sehr große Schraubenbakterien vor uns hätten, könnte es uns wohl glücken, an den Polen der Zelle Geißeln wahrzunehmen, ähnlich den Flagellatengeißeln, aber feiner, und daraus

zu schließen, daß auch die übrigen freischwimmenden Bakterien mittels Geißeln sich vorwärtsbewegen. Sehr häufig zeigen die Bakterien, wie wir das früher für so viele andere einzellige Wesen kennen gelernt haben, Koloniebildung. Die einzelnen Zellen der Kolonie sind entweder dicht aneinandergelagert oder aber durch reichliche Schleimmassen voneinander getrennt. Solche schleimige Bakterienkolonien heißen *Zooglöen* (Abb. 9c). Kugelförmige Bakterien bilden häufig Zellketten (Abb. 9b) oder Zellplatten, auch „warenballenartige" Pakete, nicht selten ferner auch unregelmäßige Klumpen. Stäbchenförmige Bakterien können ebenfalls zu schleimigen Klumpen, Zooglöen, vereint sein, oder aber sie bilden Zellfäden, die mehr oder minder leicht in die einzelnen Zellen zerfallen können. Nicht selten kommt es auch vor, daß solche fadenartig aneinandergereihten Zellen noch von einer gemeinsamen festen Hülle, der sog. Scheide, umgeben sind, die wir bei blaugrünen Algen auch schon beobachten konnten. Man spricht dann von echten Fadenbakterien. Solch ein Faden kann wohl auch — das ist kein ganz seltenes Vorkommnis — einseitig am Substrat befestigt sein, so daß wir an ihm ein „unten" und „oben" unterscheiden können. Wie ersichtlich liegen hier die ersten, bescheidenen Anfänge einer „Zellenstaat"bildung (S. 23) vor. Schraubenförmige Bakterien pflegen in der Mehrzahl der Fälle solitär aufzutreten, oder höchstens zu kürzeren Fäden miteinander verbunden zu sein. Letzteres z. B. in alternden Kulturen.

Sofern Bakterien in Form von Zooglöen auftreten, pflegen sie begreiflicherweise unbeweglich zu sein. Nur in einigen Fällen hat man beobachtet, daß sich Zooglöen als Ganzes kriechend dahinwälzen.

Auf den Zellinhalt: Protoplasma, Zellkern, Reservestoffe wollen wir hier noch nicht eingehen; bei der geringen Größe der Spaltpilze erheischt das ein genaueres Studium, dem wir uns erst später widmen können. Wie schon angedeutet, sind die meisten Bakterien ungefärbt oder doch höchstens schwach getönt. Manche Arten aber können Farbstoffe bilden, die dann die Umgebung der Zellen mehr oder minder intensiv färben, indem die Farbstoffe in Körnchenform neben den Zellen im Substrat abgelagert werden. In andern Fällen werden wasserlösliche Farbstoffe produziert und diffundieren dann in die umgebende Flüssigkeit. Diesen „farbstoffbildenden" stehen „farbstoffführende" Bakterien gegenüber. Hier sind eigentlich nur die Purpurbakterien zu nennen, bei welchen das lebende Protoplasma innerhalb der Zellhaut etwa pfirsichblütenfarben ist. In einem Heuinfus treffen wir jederzeit im Sommer, zumal wenn wir ihn stark beleuchtet haben, hauptsächlich an den am intensivsten bestrahlten Stellen, Ansammlungen von zahlreichen Purpurbakterien, die schon dem bloßen Auge als

rote Fetzen oder Bodensätze auffallen, stets in einiger Entfernung von der Oberfläche.

Sehr wichtig und geradezu kennzeichnend ist die Zellvermehrung bei den Bakterien, übrigens ist sie auch denkbar einfach: Es handelt sich stets um eine Teilung der Zelle in zwei gleiche Tochterzellen, eine sog. „Spaltung", wie wir sie schon bei den Zellen der Spaltalgen antrafen. Daher auch der Name „*Spaltpilze*" für die Bakterien rührt, den wir künftighin auch gebrauchen werden; ist er doch richtiger als die Bezeichnung: Bakterien, Stäbchen, die ja nur für einen Teil der Spaltpilze, eben die stäbchenförmigen zutreffend ist. Kugelförmige Bakterien spalten sich in zwei gleiche Halbkugeln, die sich dann wieder abrunden. Stäbchen spalten sich durch Querteilung in zwei gleiche Tochterstäbchen, ebenso zeigen die Schraubenbakterien Querteilung ihrer Zellen. Eine Längsteilung, wie sie z. B. für Flagellaten charakteristisch ist, kommt bei den Bakterien, von einigen vereinzelten, besonderen Fällen abgesehen, nicht vor. Der genauere Modus der Teilung wird uns später noch beschäftigen müssen.

Sobald Ernährung und sonstige Lebensbedingungen günstig sind, ist diese Querteilung bei schnell wachsenden Arten eine so lebhafte, daß etwa alle 20 Minuten bis halbe Stunden aus einer Mutterzelle zwei Tochterzellen hervorgehen können, so daß wir, selbst wenn wir die unzutreffende Annahme machen, wir seien nicht mit sehr viel Geduld begabt, diesen Vorgang leicht unter dem Mikroskop beobachten können. Wenn dann die Tochterzellen in gleicher Zeit zur Größe der Mutterzelle heranwüchsen, um sich abermals zu teilen, so würden, wie ein einfaches Rechenexempel, das ein Altmeister der botanischen Bakterienkunde ausgeführt hat und das seither häufig nachgedruckt wurde, zeigt, schon nach kurzer Zeit eine ganz unvorstellbar große Zahl von Zellen aus einer Mutterzelle hervorgehen. Dadurch aber, daß am jeweiligen Standort die Nahrung bald zu mangeln beginnt, wird alsbald die Vermehrungsgeschwindigkeit herabgesetzt, um endlich gleich Null zu werden, und erst später bei Wiedereintritt guter Ernährungsbedingungen eine endliche Größe wieder anzunehmen. Der sog. „Vermehrungsfuß" ist also, abgesehen von der Eigenart der jeweils vorliegenden Bakterienart ganz von den jeweils herrschenden Lebensbedingungen abhängig.

Werden die äußeren Lebensbedingungen nun so ungünstig, daß Zellvermehrung durch Spaltung überhaupt nicht mehr erfolgen kann, so bilden viele, aber keineswegs alle Bakterienarten jene Dauerorgane, die wir u. a. schon bei den Hefen antrafen und *Sporen* nannten: Im Innern der Zelle bildet sich meistens eine, selten mehrere Sporen aus, und sind dann leicht als gut abgegrenzte, stark lichtbrechende Gebilde

von runder oder länglicher Gestalt wahrzunehmen (Abb. 9f). Sie sind von besonderer Zellhaut umkleidet, innerhalb deren das Protoplasma ein „latentes“ Leben führt. Meist werden die Sporen nach einiger Zeit frei, indem die Mutterzelle, die sie bildete, zugrunde geht und verschwindet. Durch starke Trockenheit, Hitze, Gifte, werden die Sporen verhältnismäßig wenig geschädigt, so daß sporenbildende Bakterien zu den am schwersten auszurottenden Wesen gehören. Wenn wir oben sahen, daß gewisse Infuse auch nach einstündigem Erhitzen in Zersetzung geraten, so hat das seinen Grund lediglich darin, daß die Sporen einiger Bakterienarten diesen Eingriff überdauern, während alles andere abgetötet wird. Bei Eintritt günstiger Wachstumsbedingungen keimen die Sporen wieder aus, indem ihre Haut platzt und aus dem Innern eine Zelle austritt, die sich sofort durch Querteilung vermehrt und so einer neuen Bakterienvegetation den Ursprung gibt. Außer diesen Sporen bilden manche Bakterien noch andere Fortpflanzungs- und Dauerzellen aus, die aber von geringerer Bedeutung sind und uns erst später beschäftigen sollen.

Aus den bisherigen Beobachtungen ergibt sich schon eine besonders wichtige Erkenntnis, die wir allerdings bei Besprechung der andern Mikroben als selbstverständlich vorausgesetzt haben: Wir sehen, daß die Tochterzellen den Mutterzellen, aus denen sie hervorgehen, stets im großen und ganzen gleichen. Schraubenbakterien geben als Nachkommen wieder Schraubenbakterien, stäbchenförmige wieder Stäbchen von gleicher Gestalt und Größe. Natürlich können geringe Abweichungen in der Gestalt der Tochter- von der der Mutterzelle auftreten; jene können je nach Lebensbedingungen etwas dicker, dünner, länger, kürzer sein als diese, kurzum wie alle Lebewesen sind die Bakterien formveränderlich, variabel. Daß aber ganz regellos etwa Schraubenbakterien als Nachkommen von Kugelbakterien erscheinen, oder etwa stäbchenförmige Bakterien bald kuglige, bald schraubig geformte hervorbringen, ist ebensowenig beobachtet wie etwa die Erscheinung, daß aus einer Buchecker eine Eiche, oder aus einem Graskorn ein Veilchen sich entwickelt. Vielmehr sind die Bakterien wie alle andern Wesen insoweit formbeständig, daß man sie in Familien, Gattungen und Arten einteilen kann, die sich auf Grund ihrer Gestalt und sonstigen Eigenschaften voneinander unterscheiden lassen. Man spricht daher von einer Familie der Kugelbakterien, Stäbchenbakterien, Schraubenbakterien, wie man von einer solchen der Veilchen-, Linden-, Malvengewächse redet; innerhalb jeder Familie unterscheidet man Gattungen, innerhalb der Gattungen Arten und wendet behufs Benennung der Arten die „binäre Nomenklatur“ an, indem man jede Bakterie mit einem doppelten,

nämlich Gattungs- und Artnamen belegt. So reihen wir stäbchenförmige Bakterien zum Teil in die Gattung *Bacillus* ein. Eine Art dieser Gattung wäre *Bacillus carotarum*, der Möhrenbacillus. Schraubenförmige Bakterien gehören meist zur Gattung *Spirillum*. Eine besonders wichtige Art, mit der wir später Freundschaft schließen werden, ist *Spirillum volutans*, d. h. das sich drehende Spirillum. Handelt es sich um Halbschrauben, so nennen wir die Gattung *Vibrio*, z. B. *Vibrio cholerae asiaticae*. Kuglige Formen gehören vielfach zur Gattung *Micrococcus*, z. B. *Micrococcus aurantiacus*, der orangerot gefärbte Mikrokokkus. Dies alles diene zur vorläufigen Orientierung, bis wir später die Bakteriensystematik behandeln und dann weitere Einzelheiten der Benennung diskutieren müssen.

Man wird sich wohl wundern, daß wir den Hinweis nicht für überflüssig gehalten haben, daß sich mit Rücksicht auf die eben ausgeführten Fragen Bakterien ebenso verhalten und einteilen lassen, wie uns das von andern Wesen geläufig ist. Es geschieht auch nur deshalb, weil immer und immer wieder die Behauptung auftaucht, man könne schließlich jedes Bakterium in jedes andere nach Wunsch „umzüchten". Ja, es begegnen uns sogar noch in neuester Zeit gänzlich phantastische Angaben, daß man aus Algen oder anderen Gewächsen Bakterien züchten könne. Falls solche Behauptungen zuträfen, wäre natürlich von der Möglichkeit einer Bakteriensystematik nicht die Rede. Sie treffen jedoch nicht zu, und wir werden später noch hören, wie solche Irrtümer zustande kommen können.

Es braucht kaum betont zu werden, daß mit derartigen phantastischen Meinungen nicht das allergeringste zu tun haben ernste Spekulationen und experimentelle Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Bakterien, Forschungen über die Frage, wie sich im Lauf der Entwicklung der organischen Welt auf unserm Planeten die einzelnen Bakterienarten auseinander, bzw. aus andern Wesen entwickelt haben, ob sie sich langsam, in kurzen Zeiten unmerklich umbilden, oder ob gelegentlich sog. sprungweise Veränderungen bestimmter morphologischer und physiologischer Eigenschaften vorkommen und sich auf die Nachkommen vererben, oder ob beides vorkommen kann. Was darüber bekannt geworden ist, werden wir später noch kennen lernen; hier genüge der Hinweis, daß auch auf bakteriologischem Gebiet, wie überhaupt auf botanischem sich Untersuchungen dieser Art mehr und mehr von der rein spekulativen Forschung emanzipieren und die sich aufdrängenden Fragen direkt mit Hilfe des Experimentes zu beantworten trachten. In der Bakteriologie ist das um so notwendiger, als uns in dieser Frage die Paläontologie der Bakterien fast ganz im Stiche läßt.

* * *

Kehren wir nun, nachdem wir uns ganz kurz über die Gestalt und den Entwicklungsgang der Bakterien orientiert haben, wieder zu unsern Infusen zurück, um uns die Lebensweise der Spaltpilze noch etwas näher zu bringen: Solche Infuse oder andere organische Massen, das haben wir vorhin festgestellt, werden durch viele Kleinlebewesen zersetzt, die sich auf diese Weise ihren Lebensunterhalt verschaffen; den Hauptanteil daran aber haben die Bakterien. Im Kampf ums Dasein, den sie mit andern Wesen, ihren Konkurrenten, ausfechten müssen, sind sie offenbar recht günstig gestellt; wegen ihrer schnellen Vermehrung pflegen sie in großer Zahl als numerisch überlegener Feind aufzutreten. Gelangen sie in ungünstige Bedingungen, so ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß von so vielen Individuen stets eine nicht unerhebliche Zahl die schlimmen Zeiten überdauert. Besonders gut werden in dieser Beziehung die Formen, welche Sporen bilden können, daran sein, wegen der gewaltigen Widerstandskraft dieser Organe. Wir erinnern, um uns die Kampfkraft der Bakterien näher zu bringen, ferner an die Tatsache, daß viele Bakterien auch ohne Luft leben können, und dürfen hinzufügen, daß die chemische Einwirkung der Bakterien auf ihre Umgebung recht kräftig ist; viele, vielleicht fast alle, scheiden Gifte aus, die ihre Feinde schädigen; wirken doch die gefährlichen Krankheitserreger unter den Bakterien derart, daß sie den von ihnen befallenen Körper vergiften und endlich töten. Allerdings kann auch oft genug, zumal an beschränkten, gut umgrenzten Standorten der Fall eintreten, daß sie sich selbst durch ihre eigenen Stoffwechselprodukte schädigen — „wer andern eine Grube gräbt, fällt selbst hinein"; — so ist, um nur ein Beispiel hierfür zu nennen, das sich auf Heuinfus bezieht, und von dessen erstem bakteriologischen Untersucher[1]) schon festgestellt wurde, bekannt, daß bestimmte säurebildende Bakterien durch diese Tätigkeit ihr Substrat so stark ansäuern, daß sie selbst schließlich zurückgedrängt werden und Schimmelpilzen das Feld räumen müssen, die solcher Säuerung meistens besser widerstehen können als Bakterien. So sieht man denn stets bei der Zersetzung organischer Stoffe verschiedene Mikrofloren und -faunen aufeinander folgen, nicht eine Form dominiert während der ganzen Zeit, sondern jede hat einen Höhepunkt („Hoch-zeit") ihrer Entwicklung, um nach diesem durch andere abgelöst zu werden; aber gerade diese Höhepunkte der Entwicklung werden dadurch ermöglicht, daß zu bestimmten Zeiten bestimmte Formen ihre Feinde aus dem Feld schlagen und unterdrücken, und die Waffe, mit deren Hilfe sie dies tun, ist eben häufig Ausscheidung von Giften, die ihnen, jeden-

1) Ferdinand Cohn.

falls zunächst weniger schaden als ihren Feinden; wenn wir später die Gärungen behandeln, werden wir auf diese Fragen zurückkommen müssen. Aus unseren mikroskopischen Betrachtungen, die wir oben in Gedanken ausführten, ging hervor die Tatsache eines Zusammenlebens vieler Mikroben in Infusen oder an ähnlichen Standorten. Aus dem eben Gesagten geht weiter hervor, daß neben diesem Zusammenleben auch ein Nacheinanderleben bestimmter Organismen und Vergesellschaftungen von Organismen zu beobachten ist, eine sog. „*Metabiose*".

Daß den Bakterien der Kampf ums Dasein ebensowenig erspart bleibt wie anderen Wesen, lehrt uns übrigens auch die direkte mikroskopische Beobachtung: Wir haben gesehen, wie Bakterien von Organismen mit tierischer Nahrungsaufnahme, z. B. Amöben, Wimperinfusorien oder Flagellaten, in großer Menge verschluckt und verdaut werden. Manchmal kann man sehen, wie sie in den Zellsafträumen des Protoplasmas solcher „Fresser" einige Zeit noch beweglich bleiben, bis sie endlich absterben und verschwinden, d. h. assimiliert werden. Übrigens darf man sich, wenn man sich den erbitterten Kampf, der in solcher Kleinlebewelt tobt, recht eindringlich vor Augen führen will, natürlich nicht einbilden, daß die genannten Bakterien etwa als geschlossene Phalanx ihren Feinden gegenübertreten, — denn daß die Wissenschaft sie als geschlossene Gesellschaft den andern Mikroben gegenüber stellt, kümmert sie herzlich wenig, — vielmehr bekämpfen sich auch die verschiedenen Bakterienarten nicht minder lebhaft, ja sogar die Individuen derselben Art und machen sich die Nahrung streitig, zumal wenn diese spärlich zuströmt. — Hier müssen wir nun gleich noch ein kurzes Wort über die Nahrungsaufnahme der Bakterien einschieben, wollen anders wir die Rolle der Bakterien bei derartigen Zersetzungen ganz würdigen. Als Pflanzen können die Bakterien nur gelöste Stoffe ins Innere ihrer Zellen aufnehmen und verwerten. Stoffe, die nicht durch ihre Zellhaut hindurchdiffundieren können, scheinen ihnen unzugänglich zu sein. Nun bestehen aber tierische und pflanzliche Reste zum großen Teil aus unlöslichen Stoffen; dies gilt, um nur die wichtigsten zu nennen, von den meisten Eiweißkörpern, von der Zellwandsubstanz der Pflanzen und vielen andern mehr. Wenn nun die Bakterien solche Stoffe andern Wesen einfach überlassen müßten, so könnten wir uns nicht vorstellen, mit welchem Recht wir ihnen vor andern Wesen den Hauptanteil an der Zerstörung organisierter Massen zuschreiben durften. Nun scheiden aber die Bakterien, ebenso wie sie Farbstoffe oder Gifte produzieren, auch gewisse andere Stoffe aus, man nennt sie „*Enzyme*", welche imstand sind, unlösliche Stoffe in lösliche zu überführen und so dem Bakterienprotoplasma zugänglich zu machen. Bestimmte Bakterien

scheiden z. B. ein Enzym aus, das die pflanzliche Zellhaut in lösliche Zuckerarten überführt; andere Enzyme führen unlösliche Eiweißstoffe in wasserlösliche Produkte über, noch andere verwandeln Stärke in Zucker. Dadurch, daß Bakterien, welche solche Enzyme produzieren, den zu lösenden Stoffen häufig sich dicht anlagern, erreichen sie, daß die gelösten Stoffe in erster Linie ihnen selbst zugute kommen. In zweiter Linie allerdings auch solchen Wesen, die in Gemeinschaft mit ihnen leben und die Befähigung zur Bildung solcher Enzyme nicht haben, unter Umständen sogar ihren Feinden. So kann die Produktion von Enzymen ein wichtiges Moment werden für das Zustandekommen jener oben skizzierten Metabiose, indem die einen Organismen den andern „die Stätte bereiten". Denn die Befähigung zur Bildung von Enzymen ist nicht derart ausgebildet, daß alle Bakterien alle Enzyme bilden können, vielmehr herrscht auch in dieser Beziehung weitgehende Arbeitsteilung. So kommt die Fähigkeit, Zellulose zu zerlegen und löslich zu machen, nur bestimmten Bakterien zu. — Durch diese kurze Bekanntschaft, die wir mit den Enzymen gemacht haben, und die sich später zu einem genaueren Kennenlernen auswachsen wird, sind wir in der Lage, zu verstehen, wie die Spaltpilze auch wasserunlösliche Stoffe sich zu eigen machen können, ohne auf eine schützende Hülle für ihr Protoplasma verzichten zu müssen.

* * *

Wir haben uns nun noch einer Frage zuzuwenden, die früher in bakteriologischen Darstellungen einen breiten Raum einzunehmen pflegte, heutigentages aber nur ganz kurz erörtert zu werden braucht. Woher gelangen die Bakterien und andern Kleinlebewesen in unsere Infuse? Nun, wir wissen, daß sie von ihresgleichen abstammen, von Zellen oder Sporen, allgemein gesagt von Keimen, die z. T. den in Zersetzung geratenen Massen von vornherein anhafteten, um bei Wasserzutritt zu neuem Leben zu erwachen. Daß sie z. T. auch aus der Luft, aus dem Wasser stammen, haben wir schon früher gehört. Im Infus entwickeln sie sich nun nach Maßgabe ihrer Ernährung, ihrer wesentlich davon abhängigen Kampfkraft mit Feinden, um dann endlich wieder im Daseinskampf zu unterliegen, zu sterben oder Dauerzustände einzugehen und in Form dieser zu ruhen, bis ein neuer Morgen tagt. Die früher vielfach vertretene Lehre von der *„Urzeugung"*, die besagte, daß aus toten Resten sich Kleinlebewesen entwickeln könnten, ist verlassen, seitdem sich gezeigt hat, daß beim sorgfältigen Ausschluß von Keimen solcher Wesen keinerlei Lebenstätigkeit sich zeigt. Wenn man diese Erfahrung ge-

legentlich so ausdrückt: die Lehre von der Urzeugung sei widerlegt, so sagt man natürlich mehr, als man behaupten darf, widerlegt werden kann eine solche Lehre natürlich niemals, da man nicht beweisen kann, daß es nicht doch einmal gelingen wird, Bedingungen zu schaffen, unter welchen Lebendiges sich aus Leblosem entwickelt. Doch unterlassen wir es, diese Fragen, die uns in unserer augenblicklichen Aufgabe doch nicht fördern würden, hier weiter auszuspinnen, und begnügen wir uns mit der sicheren Erfahrung, daß überall, wo Urzeugung behauptet wurde, nachweislich ein Irrtum unterlaufen war. Wenn man früher aus der Erfahrung, daß selbst längere Zeit gekochte Massen doch noch in Zersetzung geraten, auf Urzeugung schloß, so wissen wir jetzt, daß die wahre Erklärung in der enormen Widerstandskraft der Bakteriensporen zu suchen ist oder in ungenügendem Schutz gegen natürliche Infektion von außen.

Ebensowenig wie wir die Frage nach der Urzeugung bindend beantworten können, wissen wir, wie die ursprünglichsten Organismen auf der Erde ausgesehen haben mögen, sei es, daß sie auch heutigentages noch entstehen, sei es, daß sie vor undenklich langen Zeiten auftauchten. Wenn wir diese Frage hier streifen, so geschieht das nur deshalb, weil man wohl gesagt hat, lediglich so „einfach" gebaute Wesen wie die Bakterien könnten die ersten Wesen auf unserm Planeten gewesen sein, und weil wir die Gelegenheit ergreifen wollen, derartigen Aussprüchen entgegenzutreten. Die Bakterien sind keineswegs primitiv gebaut, selbst der Bau und zumal die Leistungen der Zelle des scheinbar einfachsten Kugelbakteriums bergen zahlreiche Rätsel, wie später noch deutlich werden wird, und außerdem ist zu bedenken, daß die Leistungen der Bakterien, soweit wir dieselben bislang kennen gelernt haben, die Existenz anderer Wesen voraussetzen; leben Bakterien doch von deren Resten. Die fraglichen Urbakterien müßten mindestens ganz andere Ernährungsweise gehabt haben als diejenigen, die wir bisher belauscht haben und die das Gros derselben darstellen; sie müßten sich annähern einer kleinen Gruppe von Spaltpilzen, die wir erst am Schluß dieses Kapitels kennen lernen werden und die durch die Einfachheit ihrer Ernährungsweise ausgezeichnet sind, indem sie ohne organische Stoffe zu leben vermögen. Da uns aber alle und jede Unterlage fehlt, um etwas Genaueres über diese Fragen aussagen zu können, wollen wir sie hier nicht weiter behandeln. Die Paläontologie hat nachweisen können, daß Bakterien bereits im Devon gelebt haben. —

Im Zusammenhang mit den eben behandelten Fragen hat man auch das Problem zur Diskussion gestellt, ob die hypothetischen Ahnen unserer Bakterien noch kleiner, vielleicht außerordentlich viel kleiner

gewesen seien als diese, und ob es wohl auch heutigentages noch kleinere Bakterien, besser gesagt Lebewesen gebe, als die Wissenschaft sie bis heute kennen gelernt hat, so klein, daß man sie selbst mit den stärksten Mikroskopvergrößerungen kaum oder nicht mehr wahrnehmen kann. Die Berührung dieser Frage gibt uns den erwünschten Anlaß, nun noch Angaben zu bringen über die Größe der Bakterien, nachdem wir uns bis jetzt in allgemeinen Ausdrücken über ihre geringen Dimensionen bewegt haben.

Wir wählen, wie das in der biologischen Mikroskopie üblich ist, als Längeneinheit den tausendsten Teil des Millimeters, der mit μ bezeichnet wird. Es zeigen uns dann Messungen, die wir mittels geeigneter Instrumente anstellen, daß viele Kugelbakterien durchschnittlich einen Durchmesser von nur 1 μ haben. In selteneren Fällen steigt er auf etwa 2 oder gar 5 μ, größere Formen sind nur ganz vereinzelt nachgewiesen worden. Auch die Stäbchen sind von ähnlichen Dimensionen; solche, die einen Durchmesser von 2 μ haben, sind schon als sehr stattliche Formen zu bezeichnen, ein Durchmesser von 3—4 μ ist schon als große Seltenheit zu betrachten. Meistens beträgt er etwa 1 μ. Die Länge der Stäbchen ist verschieden, bald sind sie doppelt, bald fünf bis zehnmal so lang als ihr Durchmesser, 3—6 μ werden als Durchschnittszahlen angegeben. Genauere Angaben über diesen Punkt folgen später. Unter den Schraubenbakterien hat man verhältnismäßig große Formen nachgewiesen. Das sehr häufige *Spirillum volutans* ist 2—3 μ dick, die Zelle umläuft $2^1/_2$—$3^1/_2$ Windungen, und die Höhe jeder Windung beträgt etwa $6^1/_2$ μ. Noch größer sind andere Schraubenformen, z. B. das sog. *Spirillum colossus*.[1]) In ganz bestimmten Fällen, bei den Schwefelbakterien, die uns später noch eingehend beschäftigen werden, hat man ganz gewaltige Riesen gefunden, so Fadenbakterien, deren Durchmesser bis 50 μ betragen kann. Daß man solche Riesen schon mit bloßem Auge sehen kann, liegt auf der Hand.

Diese Angaben über die Größe von Bakterien mit durchschnittlichen Körpermaßen und über auffallend große Bakterien genügen vorläufig. Fragen wir nun aber nach den Zahlen, die als Maße für die kleinsten angegeben werden. Die Erreger der Influenza sind Stäbchen von gut 1 μ Länge und knapp $^1/_2$ μ Durchmesser. Der Erreger der Mäuseseptikämie, *Bact. murisepticum*, soll u. a. nur 1 μ lang und 0,2—0,3 μ breit sein. Ein *Spirillum parvum*, das wir nachher noch zu erwähnen haben, soll bei 1—3 μ Länge einen Durchmesser von nur

1) Erréra, L., Rec. de l'Instit. bot. Bruxelles, 1902, Bd. 5, S. 347.

0,1—0,3 μ aufweisen. Es muß aber einleuchten, daß derartige Angaben mit großem Mißtrauen entgegenzunehmen sind, wenn wir hören, daß man mit Hilfe unserer gewöhnlichen Mikroskope unter den üblichen Beleuchtungsverhältnissen (Hellfeldbeleuchtung) mit Licht von mittlerer Wellenlänge zwei Punkte nur dann als getrennt erkennen kann, wenn ihr Abstand mindestens 0,25 μ beträgt. Die kleinsten Bakterien, die man mit gewöhnlicher Mikroskopbeleuchtung überhaupt noch hat sehen können, ohne ihre Form erkennen zu können, sind die Erreger der Lungenseuche des Rindviehs. Andere Krankheitserreger sind so klein, daß man sie nicht hat wahrnehmen können, und so bleibt es natürlich ganz fraglich, ob es Bakterien sind. Dies gilt z. B. für die Erreger der Maul- und Klauenseuche. Der Inhalt der Blasen an Maul und Füßen ist frei von sichtbaren Mikroben, und doch kann man durch ihn nach Filtrieren und Verdünnung die genannte Infektionskrankheit übertragen. Allerdings bleibt hier immer noch die Möglichkeit, daß keine Mikroorganismen, sondern giftige, unorganisierte Stoffe, d. h. Stoffwechselprodukte eigener Art, die Krankheitserreger sind, wie das auch für bestimmte Infektionskrankheiten von höheren Pflanzen als sehr wahrscheinlich gelten darf.

Wie dem nun auch sei, es lag offenbar nahe, die Frage zu erörtern, ob vielleicht unter der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegende minimale Bakterien, ganz abgesehen von etwaigen Krankheitserregern, recht häufig seien, und man hat die experimentelle Lösung dieser Aufgabe auf folgende Weise versucht. Ein Mittel, um Flüssigkeiten frei von Bakterien und andern Mikroorganismen zu machen, besteht darin, daß man sie durch dichte Filter gießt, und dies Mittel wendet man stets an, wenn man die betr. Flüssigkeit nicht durch Erhitzen sterilisieren will oder kann, z. B. dann, wenn bestimmte Flüssigkeiten sich beim Erhitzen zersetzen würden. Da Papierfilter natürlich viel zu weite Poren haben, um für diesen Zweck zu taugen, wendet man Filter aus andern Massen, z. B. Porzellanfilter an, sog. Kerzen, durch welche man die Flüssigkeit, die man sterilisieren will, saugt oder preßt. Die Porzellanmasse hält dann die Keime von durchschnittlicher Größe zurück, und das Filtrat ist steril. Es wurden nun [1]) die verschiedensten Infusionsflüssigkeiten durch solche Filter hindurchgeschickt, ohne daß es gelungen wäre, nachher Zersetzungs-, Trübungs- oder analoge Erscheinungen in den Filtraten nachzuweisen, welche darauf hätten schließen lassen, daß unsichtbar kleine Wesen die Porzellanmasse passiert hätten. Nur jenes für uns noch sichtbare *Spirillum parvum* konnte in derartigen

1) v. Esmarch, E., B. C. I. Or., 1902, Bd. 32, S. 561.

Filtraten nachgewiesen werden. Auch neuerdings[1]) in dieser Richtung angestellte Versuche verliefen negativ, die Filtrate blieben steril, obwohl sie unter möglichst wechselnden Bedingungen, z. B. mit wie ohne Sauerstoffzutritt, gehalten wurden, um solchen hypothetischen unsichtbaren Wesen möglichst alle denkbaren Existenzbedingungen zu bieten. Dies Ergebnis muß eigentlich als ein unerwartetes bezeichnet werden, da man schlechterdings keinen Grund dafür erkennen kann, warum die kleinsten existierenden Lebewesen gerade eben noch mit Hilfe des Mikroskops sichtbar sein sollten. Nicht ohne Grund hat man darauf hingewiesen, daß es möglicherweise doch solche Organismen gebe, diese aber nur unter ganz bestimmten, uns noch unbekannten Bedingungen zum Wachstum zu bringen seien.

Die bisher erwähnten Untersuchungen und Größenmessungen von Bakterien wurden ausgeführt mit Hilfe der gewöhnlichen mikroskopischen Betrachtungsweise, bei welcher die zu untersuchenden Objekte dunkel auf hellem Grund im Gesichtsfeld erscheinen. Nun verwendet man schon seit geraumer Zeit die sog. „Dunkelfeldbeleuchtung", bei welcher umgekehrt die zu studierenden Objekte hell auf dunkelm Grund erscheinen, was derart erreicht wird, daß die Abbildung des Objekts ausschließlich durch solche Strahlen erfolgt, welche im Objekt abgebeugt werden; eine direkte Wirksamkeit der beleuchtenden Strahlen muß dabei ausgeschlossen werden, was durch verschiedene Einrichtungen erreicht werden kann, die wir ebensowenig schildern wollen, als wir auf die Beschreibung des Mikroskops überhaupt eingegangen sind.[2]) Beobachtung bei Dunkelfeldbeleuchtung hat den Vorteil, daß man noch Objekte wahrnehmen kann, die bei der üblichen „Hellfeldbeleuchtung" unsichtbar sind, nämlich solche, deren Durchmesser weniger als 0,2 μ betragen. Sie erscheinen als helle, runde „Beugungsscheibchen"; nur an diesen ist die Existenz solcher kleiner Gebilde zu erkennen, während die Form derselben nicht wahrzunehmen ist, da eine genaue geometrische Abbildung nicht erfolgt, wie wir sie bei Hellfeldbeleuchtung und dem Studium größerer Objekte gewohnt sind. Alle Gebilde, deren Durchmesser kleiner ist als 0,2 μ, werden als „Ultramikronen" bezeichnet; lassen sie sich als Beugungsscheibchen mittels Dunkelfeldbeleuchtung sichtbar machen, so heißen sie „Submikronen", sind sie noch kleiner, und zwar kleiner als etwa 0,05 μ, so heißen sie „Amikronen", die überhaupt nicht mehr nachweisbar sind. Um diese letzteren haben wir uns nicht zu kümmern,

1) Cano, U., B. C. I. Or., 1909, Bd. 49, S. 78.

2) Vgl. Gaidukov, N., Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie Jena 1910.

sondern nur die Frage aufzuwerfen, ob man mittels Dunkelfeldbeleuchtung, mittels sog. „ultramikroskopischer" Betrachtung lebendige Submikronen nachweisen kann, d. h. kleine Wesen, die zu klein sind, um bei gewöhnlicher mikroskopischer Beobachtung in die Erscheinung zu treten. Diesen Fragen sind einige Forscher nachgegangen, und man hat im weiteren Verfolg derselben nicht nur die Frage aufgeworfen, ob man mittels Dunkelfeldbeleuchtung Wesen nachweisen könne, die den hypothetischen Ahnen unserer Bakterien gleichen, sondern sogar noch die viel kühnere, ob man nicht auch kleine Gebilde nachweisen könne, die den Übergang zwischen lebendiger und lebloser Materie darstellen, sog. *Probien*, deren Existenz man schon früher aus theoretischen Gründen gefordert hatte. Solche Übergänge — das sei hier zwischengeschaltet — sich vorzustellen, möchte allerdings recht schwer halten, da ja die Grenze zwischen „lebend" und „leblos" sehr scharf gezogen ist, mag es noch so schwer halten, in wenigen Worten zu definieren, wodurch sich beide Zustände nun eigentlich unterscheiden.

Die Frage nun, sind Submikroben nachweisbar? wird verschieden beantwortet. Es gibt Forscher[1]), welche behaupten, solche submikroskopische Lebewesen seien nicht selten, vielmehr weit verbreitet, in fauligen Eiweißlösungen, an und sogar in andern Mikroorganismen, z. B. Flagellaten, leicht nachweisbar und durch amöboide Gestaltsveränderung sowie durch Eigenbewegung als lebend zu erkennen. Nachuntersuchungen[2]) haben aber dies Resultat nicht bestätigen können, vielmehr konnte man alle kleinen Wesen, die das Ultramikroskop gezeigt hatte, auch bei gewöhnlicher Beleuchtung unter Anwendung starker Linsen erkennen und als kleine Bakterien bestimmen. Dagegen sind nun von der andern Seite wieder Einwendungen gemacht worden, dahin lautend, daß man selbst bei Benutzung gewöhnlicher Mikroskope und üblicher Beleuchtungsvorrichtungen an die Grenze der Dunkelfeldbeleuchtung komme, ferner daß das Vorhandensein von Submikronen vollkommen feststehe und es oft schwierig, ja unmöglich sei, hier lebend von tot, Submikroben von Submikronen zu unterscheiden.

Gegen die Häufigkeit submikroskopischer Bakterien ist nun aber auch folgende Überlegung ins Feld geführt worden[3]): Wir haben oben gesehen, daß nicht selten Bakterien in Form von so großen Kolonien vorkommen, daß man sie mit bloßem Auge erkennen kann, und werden noch hören, daß man, zumal auf den künstlichen, gallertigen Nährböden

1) Gaidukov, N., a. a. O., dort Lit.

2) Molisch, H., Bot Ztg. 1908, Bd. 66, S. 131; ferner Id., Verein z. Verbrtg. naturw. Kenntnisse Wien 1910.

3) Molisch, H., a. a. O. (1908).

der Bakteriologen solche Kolonien besonders schön ausgebildet findet. Submikroskopische Bakterien würden nun, wenn sie existierten, wohl auch in Form solcher Kolonien auftreten, und falls sie einigermaßen verbreitet wären, auch nicht selten angetroffen werden als mit bloßen Augen leicht kenntliche Punkte, die aber mit Hilfe des Mikroskops bei Hellfeldbeleuchtung nicht in die einzelnen Zellen aufgelöst werden könnten. Trotz eifrigen Suchens hat man aber bis jetzt nie solche Kolonien aufgefunden, deren einzelne Zellen man bei Hellfeldbeleuchtung nicht hätte nachweisen können. Gegen die Beweiskraft dieser Tatsache läßt sich allerdings wie gegen die der oben geschilderten Filtrierversuche einwenden, daß vielleicht bei Darbietung ganz anderer Kulturbedingungen, als wir sie gewöhnlichen Bakterien bieten, derartige Kolonien von Subbakterien oder Submikroben wachsen würden. Und weiter ist noch dagegen eingewendet worden [1]), daß doch auch jene gallertigen Nährböden aus toten Submikronen bestehen, und gleichwohl klar und durchsichtig sein können, und sich ebensogut auch Kolonien von Submikroben der Beobachtung mit bloßem Auge entziehen könnten. Alles in allem werden wir der Anschauung derjenigen Forscher recht geben müssen, die bestimmt leugnen, daß der sichere Nachweis von Submikroben gelungen sei.

Das ist der Stand der Frage nach dem Vorkommen von Submikroben oder Subbakterien. Auf Grund interessanter theoretischer Erörterungen hat man nun weiter sich die Frage vorgelegt, ob solche Submikroben, falls sie überhaupt vorkommen sollten, nur verhältnismäßig wenig kleiner sind als die kleinsten bisher bekannten Wesen, oder ob sie möglicherweise ganz außerordentlich viel geringere Dimensionen aufweisen könnten. Folgen wir ganz kurz diesen Diskussionen!

Ein Mensch ist etwa eine Million mal so groß als die bekannten Bakterien von mittlerer Größe; falls es nun unsichtbare, ja unvorstellbar kleine Bakterien geben sollte, die sich in ihrer Größe zu den bekannten Spaltpilzen ebenso verhalten, wie diese zum Menschen — ein derartiger eine Million mal so kleiner Mikrokokkus als die bekannten würde einen Durchmesser von 0,05 μ haben, also gerade eben noch bei bester Dunkelfeldbeleuchtung als Beugungsscheibchen sichtbar sein — so könnten sie höchstens aus etwa 1000 Eiweißmolekülen aufgebaut sein, für welche man ja auch eine Mindestgröße anzunehmen gezwungen ist. Und man hat ausgeführt [2]), daß es unwahrscheinlich sei, daß solch minimales, aus verhältnismäßig so wenig Molekeln bestehendes Gebilde noch alle die

1) Gaidukov, N., a. a. O.
2) Erréra, L., Rec. de l'inst. bot. L. Erréra, 1906, T. 6, S. 73.

Eigenschaften zur Schau tragen, sich ebenso entwickeln, auf die Einwirkungen der Außenwelt reagieren könne, als wir es von lebendigen Wesen gewohnt sind. Eine von anderer Seite ausgeführte Berechnung führt zum selben Ergebnis.[1]) Sie besagt in leidlicher Übereinstimmung mit der eben wiedergegebenen Berechnung, daß ein Mikrokokkus von 0,1 μ Durchmesser höchstens etwa 30000 Eiweiß- und 10000 Schwefelmoleküle enthalten könne, und schließt, daß die kleinsten de facto vorhandenen Wesen wohl kaum kleiner sein könnten, daß es also Organismen, deren Durchmesser kleiner sei als etwa 0,1 μ, wohl nicht geben dürfe. Hoffen wir von der Zukunft bündige Beantwortung solcher Fragen.

* * *

Wir kehren nun nochmals endgültig zu unseren Infusen zurück, um zunächst noch einen Punkt klar zu stellen: Wer unsern früheren Ausführungen aufmerksam gefolgt ist, wird vielleicht unschwer einen Widerspruch in denselben entdeckt haben. Während wir von Gärung, Fäulnis, Verwesung als von gewaltigen Zersetzungen und Zerstörungen organischer Stoffe sprachen, war bei Besprechung der diese Fäulnis und verwandte Erscheinungen bewirkenden Mikroben vorzüglich von Zellvermehrung, also von Aufbau organischer Stoffe die Rede, denn aus solchen hauptsächlich bestehen ja die neugebildeten Zellen. Dieser scheinbare Widerspruch löst sich folgendermaßen. Es charakterisiert sich der Stoffwechsel dieser Kleinlebewelt ganz ebenso wie der aller anderen Lebewesen als ein dauerndes Ineinandergreifen von Aufbau und Abbau, wie, um das nächstliegende Beispiel zu nennen, unser eigener Stoffwechsel sich darstellt als ein Zusammenspiel von Aufbau von Körpersubstanz aus der Nahrung, und Abbau, Zerstörung derselben durch die Atmung, welch letztere die Kraft für jenen Aufbau liefert. Nun ist aber für die Bakterien und verwandte Wesen, ganz im Gegensatz zu höheren Pflanzen charakteristisch, daß der Abbau von Stoffen den Aufbau ganz außerordentlich überwiegt, so sehr, daß der letztere für den Gesamtkreislauf der Stoffe in der Natur schier ganz vernachlässigt werden kann; theoretisch natürlich aber nie vernachlässigt werden darf und in bestimmten Fällen, z. B. auch bei typischen Gärungen leicht beobachtet werden kann; zeigt sich doch z. B. nach Beendigung der Vergärung von Most durch Hefen am Schluß stets ein beträchtlicher Bodensatz, die „Hefe“, bestehend aus ungezählten Hefezellen, die sich im Lauf der Gärung entwickelt haben aus den wenigen zu Beginn

1) Berthold, G., Nachr. d. K. Ges. d. Wiss., Göttingen, 6. Nov. 1909.

im Most vorhandenen. So wird natürlich auch in unsern Infusen während der Fäulnis viel organischer Stoff in Form einzelliger Wesen aufgebaut, dadurch aber, daß die Masse der Mikroorganismen gegenüber der Masse der zerstörten Pflanzen und Tiere stark in den Hintergrund tritt, außerdem die zuerst gebildete Mikroflora und -fauna von den später auftretenden Kleinlebewesen zum großen Teil wieder aufgezehrt wird, dadurch endlich, daß die Mikrobenzellen nach dem Tod der sog. Autolyse (vgl. S. 12) verfallen, d. h. durch ihre eigenen Enzyme angegriffen und teilweise gelöst werden, macht der ganze Vorgang eben durchaus den Eindruck einer Zerstörung. Mit vollem Recht nennt darum die Wissenschaft die Bakterien und ihre Konsorten auch *„Totengräber der lebendigen Natur“*, wenngleich ihr ganz genau bekannt ist, daß sie durch ihre Zellvermehrung auch Leben aufbauen. Tritt uns doch auch bei Infektionskrankheiten höherer Wesen der Verfall des Körpers weit augenscheinlicher entgegen als die massenhaften Bakterien, die den Körper vor und nach dessen Tod überschwemmen.

Wenn also neben einer meistens geringfügigen aufbauenden Tätigkeit die Zerstörung organischer Massen das Lebenswerk von Bakterien ist, und wenn sich an solcher Zerstörung auch alle andern Wesen, soweit ihr abbauender Stoffwechsel in Frage kommt, beteiligen, wie kommt dann der Kreislauf der Stoffe zuwege, von dem wir sprachen; wie werden, so können wir auch sagen, die vergasten und mineralisierten Endprodukte der Fäulnis wieder in organische Körper rückverwandelt?

Stellen wir unsern Infus nach beendeter Fäulnis ins Dunkle, so wird nichts weiter erfolgen, ein Kreislauf der Stoffe findet unter diesen Umständen also nicht statt. Damit dieser erfolge, muß noch eine andere Kraft in Wirksamkeit treten, nämlich die Kraft der Sonnenstrahlen. Im Lichte, so sahen wir, entwickeln sich massenhaft grüne Flagellaten und Algen, Pflänzchen, deren Keime den zum Infus benutzten Stoffen anhafteten, die Fäulnis überdauerten und sich nunmehr lebhaft vermehren, um so lebhafter, je mehr die Fäulnisbakterien zurücktreten; und diese grünen Mikroben verstehen es, wie alle grünen Pflanzen, die Kraft der Sonne dazu auszunutzen, um aus Mineralstoffen, nämlich den bei der Fäulnis gebildeten anorganischen Salzen und der Kohlensäure, die organischen Stoffe ihrer Zellen aufzubauen. Man könnte auch sagen, die grünen Pflanzen seien die Maschinen, deren sich das Sonnenlicht bedient, um einen Teil seiner strahlenden Energie in die chemische Energie zu verwandeln, die in den organischen Stoffen, welche Bausteine der Zellen sind, aufgestapelt wird, um beim Verbrennen oder anderweitigen Zerstören derselben wieder in Form von Wärme in Freiheit gesetzt zu werden, und welche sich also die Bakterien und alle von

Pflanzen direkt oder indirekt lebendenWesen, und das sind alle, die auf Erden existieren, zu nutze machen. Neben diesem aufbauenden Stoffwechsel haben die grünen Pflanzen wie alle andern Organismen auch ihren abbauenden; auch die grüne Pflanze atmet, aber bei ihr überwiegt der Aufbau den Abbau so gewaltig, daß andere Wesen sich die durch diesen Aufbau gebildeten Stoffe zu nutze machen können und sich zur Nahrung dienen lassen.

Wir wollen nun in Gedanken das Bild des Stoffkreislaufes in unserm Infus weiter zeichnen: gleichzeitig oder auch etwas später als die grünen Pflänzchen würden wir auch kleine Tierchen auftreten und sich vermehren sehen, die von jenen leben, bis sie nach einiger Zeit an Nahrungsmangel zugrunde gehen, worauf sich wieder Bakterien breit machen; es beginnt wieder Fäulnis jener kleinen Tier- und Pflanzenleichen, soweit letztere nicht von ersteren gefressen waren, und damit ist der Kreislauf geschlossen. Ebenso geht es ja auch draußen im Freien zu, mit dem Unterschied, daß dort neben die kleinen Tierchen und Pflänzchen unserer Infuse die großen Tiere und Pflanzen treten und sich ganz wesentlich am Stoffkreislauf beteiligen. Und noch etwas ist zu bemerken. Die Phasen dieses Kreislaufs folgen einander nicht so einfach, wie wir das geschildert haben, tatsächlich gehen sie vielfach nebeneinander her, derart, daß an einigen Orten, z. B. auf Wiesen, in Wäldern, in klaren Wässern, der Aufbau überwiegt, während gleichzeitig, aber räumlich getrennt, an anderen Standorten von Lebewesen, z. B. an Stellen, an welchen der Wind das tote Laub zusammenweht oder Tierleichen faulen, in der Tiefe von Sümpfen usw., der biologische Stoffabbau sich im höheren Maße geltend macht. Daß ferner durch Wechsel der Außenbedingungen, durch Beleuchtungswechsel, Wechsel der Jahreszeit der Kreislauf der Stoffe im weitgehendsten Maße beeinflußt werden kann, ist eine allbekannte Tatsache.

Das Problem des Stoffkreislaufes kann nun zum vollen Verständnis noch von einer andern Seite angefaßt und beleuchtet werden. Während der Fäulnis, des Abbaues, also auch während der Atmung wird Sauerstoff verbraucht und gebunden, die endlich entstehenden Fäulnisprodukte, seien es die Mineralsalze, sei es die Kohlensäure, sind somit vollkommen mit Sauerstoff gesättigt, „total oxydiert“, und diese total oxydierten Produkte dienen dann der grünen Pflanze zur Nahrung. Damit sie aus denselben ihren Leib wieder aufbauen kann, muß aber der Sauerstoff ihnen zum großen Teil wieder entrissen werden, sie müssen „reduziert“ werden, wie der Chemiker sagt. Stoffaufbau deckt sich also häufig mit Reduktion, ebenso wie Stoffabbau mit Oxydation zum Teil identisch ist. Zur Reduktion gehört aber Energie, und als solche verwenden die

grünen Pflanzen eben die des Sonnenlichts. Daß bei dieser Reduktion, unsern Ausführungen gemäß, Sauerstoff entbunden und in Freiheit gesetzt wird, kann man ja bekanntlich leicht beobachten: grüne Pflanzen scheiden im Licht Sauerstoff aus, und auch im Infus können wir beobachten, wie von den grünen Pflanzenmassen, die sich darin entwickeln, kleine Sauerstoffbläschen nach oben steigen, wenn das Sonnenlicht sie trifft. So stellt sich als wichtiges Glied jenes Kreislaufs auch der Kreislauf des Sauerstoffs heraus. Durch die grüne Pflanze im Licht aus ihren mineralischen Nährstoffen, vor allem der Kohlensäure, frei gemacht, gelangt er in die Atmosphäre, um durch Atmung und Fäulnisprozesse wieder gebunden zu werden, worauf das Spiel von neuem beginnt. So sind die grünen Pflanzen nicht nur als Bildner organischer Stoffe, sondern auch als Sauerstofflieferanten von Bedeutung für die gesamte Lebewelt.

Wir wären am Ende, wenn wir nicht noch eines Punktes gedenken müßten. Wir haben von den schließlichen Fäulnisprodukten als von total oxydierten Stoffen geredet, und das trifft auch für die meisten zu. Immerhin wollen wir uns jetzt noch der Tatsache erinnern, daß bei der Fäulnis, soweit wir sie oben geschildert haben, auch einige andere, noch nicht ganz oxydierte Produkte entweichen. So entsteht, wie wir sahen, außer der vollständig oxydierten Kohlensäure an Gasen noch Wasserstoff, Sumpfgas, Schwefelwasserstoff. Diese müssen erst noch oxydiert werden, ehe sie der grünen Pflanze wieder als Nährstoffe dienstbar werden, Wasserstoff zu Wasser, Sumpfgas zu Kohlensäure und Wasser, Schwefelwasserstoff zu Schwefelsäure, die dann als schwefelsaures Salz im Boden den Wurzeln höherer Pflanzen wieder zur Verfügung steht. Außerdem ist daran zu erinnern, daß bei der Fäulnis der Eiweißkörper und verwandten Stoffe der Stickstoff zum größten Teil in Form von Ammoniumsalzen frei wird, und daß diese Salze zwar der grünen Pflanze als Nahrung dienen können, daß aber doch die vornehmste Stickstoffquelle derselben die salpetersauren Salze sind, die erst durch Oxydation aus den Ammoniumsalzen entstehen. Wie kommen nun alle die genannten Oxydationen zustande, die erfolgen müssen, damit der Stoffkreislauf in jeglicher Hinsicht geschlossen wird? Die Chemie lehrt uns, daß sie auch ohne Intervention des Lebens erfolgen können, für uns ist aber im höchsten Maße beachtenswert, daß bestimmte Bakterien imstande sind, den Wasserstoff, andere das Sumpfgas, noch andere Schwefelwasserstoff, endlich wieder andere die Ammoniumsalze zu oxydieren. Auch hat sich ermitteln lassen, zu welchem Ende sie das tun. Sie benutzen die bei diesen Oxydationen frei werdende Energie in gleicher Weise wie die grünen Pflanzen die Energie der Sonne: zum Aufbau

ihrer Leiber aus Kohlensäure und Mineralsalzen. Ganz anders als die Bakterien, die wir vorhin in unsern Infusen kennen lernten, bedürfen sie somit zu ihrer Ernährung keiner organischen Stoffe; sie bedürfen aber auch des Sonnenlichtes nicht, da sie ja nur chemische und nicht auch strahlende Energie verwerten. An Bedeutung für den Gesamtkreislauf der Stoffe, zumal mit Rücksicht auf die Bildung organischer Substanz, stehen sie hinter den grünen Pflanzen ganz außerordentlich zurück, weil die Menge organischer Substanz, die sie in ihren kleinen Leibern bilden, nur gering ist. Außerdem wird, da sie durch Oxydation, oder was dasselbe ist, durch Sauerstoffverbrauch ihren Energiebedarf decken, kein überschüssiger Sauerstoff frei in ihrem Stoffwechsel. Ungeachtet des enormen wissenschaftlichen Interesses, das ihr Stoffwechsel darbietet, bleibt also doch der Satz zu recht bestehen, daß die Bakterien, in ihrer Gesamtheit betrachtet, Totengräber der lebenden Natur sind.

Noch ein Gas, das ebenfalls bei Fäulnisprozessen frei wird, haben wir früher bereits genannt, den Stickstoff, dabei auch darauf hingewiesen, daß dieser in Gasform für die meisten Wesen „indifferent", d. h. unbrauchbar ist, so wertvoll auch seine Verbindungen sein mögen. Wie wird nun der freie Stickstoff in Bindung zurückgeführt und so der Lebewelt als Nährstoff wieder zugänglich? Das kann durch rein chemische Prozesse geschehen, z. B. durch die elektrischen Entladungen in der Atmosphäre; es ist allbekannt, daß auch der Mensch neuerdings im großen Maßstab elektrische Kraft dazu benutzt, um aus gasförmigem Stickstoff Stickstoffverbindungen zu schaffen, die als Düngemittel Verwendung finden. Hier haben wir nur der Erscheinung zu gedenken, daß bestimmte Bakterien imstande sind, Stickstoff zu binden; d. h. ihn aus der Atmosphäre aufzunehmen und ihre Leiber mit Hilfe dieser Stickstoffquelle aufzubauen. So bringen sie ihn also in Formen, in welchen er auch anderen Wesen nutzbar sein kann, die ihn selbst nicht als Nährstoff verwenden können. Die Bakterien, die freien Stickstoff verarbeiten können, nennt man *stickstofffixierende Bakterien*.

In großen Zügen hätten wir hiermit den Kreislauf der Stoffe erledigt und werden, wenngleich vieles nur allzuflüchtig hat berührt werden können, doch einen Eindruck von dem gewaltigen Anteil der Bakterien an diesem Kreislauf gewonnen haben.

Es wird nun nach diesen bisherigen, mehr skizzenhaften Ausführungen unsere Aufgabe sein, das Bild vom Bau und Leben der Bakterien auf den folgenden Blättern mit etwas festeren Strichen aufzuzeichnen.

Kapitel II.

Die Kulturmethoden der Bakteriologie.

Nachdem die bisherigen Ausführungen uns gelehrt haben, daß die Bakterien chlorophyllfreie Pflanzen, also Pilze sind, die man als Spaltpilze bezeichnen kann, um die Art und Weise ihrer Zellvermehrung zu kennzeichnen, daß sie ferner, wie andere Lebewesen auch, in zahlreiche Arten (Spezies) von verschiedener Gestalt und Lebensweise eingeteilt werden können, gilt es nunmehr die genaue Erforschung dieser Gestalt und Lebensweise zu versuchen. Vorher müssen wir aber in Gedanken eine nicht immer ganz leichte Aufgabe im vorliegenden Kapitel zu erledigen trachten. Wie man sich durch Ansetzen verschiedener Infuse oder auf ähnliche Weise Bakterien im bunten Artendurcheinander verschaffen kann, wissen wir jetzt. Wie man aber die verschiedenen Arten trennen und getrennt voneinander, in sog. „*Reinkultur*" weiterzüchten und untersuchen kann, das müssen wir nun noch zu ermitteln suchen. Auf die Erledigung dieser Aufgabe — auf die wir an diesem Ort, wie kaum betont zu werden braucht, nur nach ihrer theoretisch-prinzipiellen Seite eingehen, ohne eine ins einzelne gehende Behandlung derselben zu bieten und ohne damit Anweisungen zu ihrer praktischen Ausführung geben zu wollen[1]), darf der Bakteriologe offensichtlich nicht verzichten. Ebensowenig wie der Botaniker, der mit höheren Pflanzen arbeitet, davon absieht, sich für seine Versuche reines Aussaatmaterial zu verschaffen, ebensowenig wie der nach wissenschaftlichen Grundsätzen arbeitende Landwirt, um die Ansprüche seiner Pflanzen an die Bodenart und so die Ertragsfähigkeit seiner Äcker zu ermitteln, diese mit einem Gemisch verschiedener Samen besät, ebenso wenig dürfen Bakteriologen sich damit begnügen, bei ihren Untersuchungen lediglich mit einem Gemisch verschiedener Arten zu arbeiten. Für mikroskopische Studien, d. h. für die morphologische Untersuchung der Zelle, ferner zur Feststellung des Entwicklungsganges kann man

1) Der Leser findet solche z. B. bei Küster, E., Kultur der Mikroorganismen, Leipzig u. Berlin 1907; Meyer, A., Praktikum der botanischen Bakterienkunde, Jena 1903, und Richter, Osw., Bedeutung der Reinkultur, Berlin 1907.

zwar häufig auf die Herstellung und Verwendung von Reinkulturen verzichten und wird das im Interesse der Zeitersparnis nicht selten tun, doch ist dabei Voraussetzung, daß man sich durch dauernde mikroskopische Kontrolle vor Irrtümern schützt und eine Klippe, die zumal den Bakteriologen gefährlich werden kann, umschifft, versehentlich verschiedene Arten zu einer einzigen zusammenzuwerfen. Jeder Versuch aber, in die physiologischen Eigenarten der verschiedenen Formen tiefer einzudringen, scheitert oder wird doch unendlich erschwert, wenn man auf die Verwendung von Reinkulturen freiwillig verzichtet oder aus irgendwelchen Gründen verzichten muß. — Um nun die Methodik der bakteriologischen Reinzucht leichter zu erfassen, dürfte es sich empfehlen, zuerst zu fragen, wie der Botaniker sich Reinzuchten hoch organisierter Pflanzen verschafft, um sodann festzustellen, wodurch die Methoden der Bakteriologie sich davon unterscheiden und unterscheiden müssen.

Reinkulturen höherer Pflanzen sich zu verschaffen, scheint auf den ersten Blick nicht schwer zu sein. Man kann ja ihre Samen oder Früchte mit Händen greifen, was mit der einzelnen Bakterienzelle nicht gelingt, kann sie aussäen und während des Wachstums vor Unkraut schützen. Solche Kulturen genügen zwar für viele Zwecke, Reinkulturen sind es aber noch nicht. Um sich solche in einwandfreier Weise zu verschaffen, müßte man vielmehr die Samen erst vorher durch Einlegen in Giftlösungen von Bakterien und andern Mikroben, die der Samenschale stets in großer Zahl anhaften, befreien, und zwar derart, daß das Gift zwar die Bakterien tötet, aber nicht ins Innere eindringen und den Keimling abtöten kann.[1]) Alsdann müßte man die Samen nach geeigneter Entfernung des Giftes in längere Zeit gekochtem, so keimfrei gemachtem Wasser quellen lassen, sie in Böden aussäen, die man gleichfalls durch langes Erhitzen steril gemacht hat — natürlich kann es sich dabei stets nur um Topfversuche, nicht um Feldversuche handeln. — Dann müßte man Topf nebst Pflanze dauernd unter Glasglocken halten, durch welche man Luft nur durch Glasröhren leitet, in welche man behufs Zurückhaltung von Luftkeimen sterile Wattebäusche einlegt, man müßte endlich während der ganzen Versuchszeit nur mit ausgekochtem Wasser begießen und würde trotzdem seine liebe Not haben, unbeabsichtigte Infektion zu vermeiden. Erfüllt man diese Forderungen, so arbeitet man mit Reinkulturen in des Wortes gewöhnlicher Bedeutung. Streng genommen muß man aber noch weiteren Bedingungen genügen: Wenn man auch äußerlich noch so sorgfältig fremde Keime ausschließt, so ist

1) Schroeder, H., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 492.

man doch wegen der Möglichkeit der Fremdbestäubung und der Bastardierungserscheinungen, die bei vielen höheren Pflanzen vorliegt, nicht sicher, ob man mit „reinem Blut“ arbeitet; ist der Samen auch äußerlich rein, so kann in ihm doch unvermuteterweise fremde „Erbmasse“ darin stecken und sich später nach dem Auskeimen manifestieren. Will man diese Fehlerquelle vermeiden, so muß man Pflanzen wählen, deren Aszendenten man durch möglichst viele Generationen hindurch vor Fremdbestäubung geschützt hat, oder, falls möglich, noch besser und einfacher solche, die sich stets nur durch Selbstbestäubung fortpflanzen, bei denen also geschlechtliche Vermischung verschiedener Erbmassen unmöglich ist. Und endlich noch ein Punkt, den man beachten muß. Will man mit einer größeren Zahl von Vertretern ein und derselben Pflanzenform, sagen wir z. B. der „Feuerbohne“, viele Vergleichsversuche anstellen, und verwendet Samen, die der Systematiker als zugehörig zur Art: *Phaseolus multiflorus* bezeichnet, so ist man gleichwohl nicht sicher, daß man in seinen Versuchsreihen wirklich mit einer einzigen Form arbeitet, daß also die Versuchsreihen wirklich streng vergleichbar sind, weil solche Arten de facto aus mehreren nebeneinander herlaufenden, zwar sehr ähnlichen, aber doch nicht ganz gleichen Ahnenreihen, sog. „Linien“ bestehen, oder, wie man sich auch ausdrückt, eine „Population“ darstellen. Wirklich vergleichbare Versuchsreihen wird man immer nur dann erhalten, wenn man mit Vertretern einer einzigen „Linie“ arbeitet, die man sich verschafft, indem man lediglich Nachkommen einer einzigen Mutterpflanze zu seinen Versuchen benutzt. Dann arbeitet man mit einer „reinen Linie“; d. h. vollkommen vergleichbarem Material, das einer einzigen Eizelle entstammt. Zweifellos wäre es nun das Ideal, stets mit solchen reinen Linien zu arbeiten, um so mehr, als wir hören, daß „vielleicht viele miteinander differierende Angaben, z. B. in reizphysiologischen Arbeiten auf die Verwendung von Sippen mit erblich verschiedenem physiologischen Verhalten, oder auf die Verwendung einer Population an Stelle einer reinen Linie zurückzuführen sind“.[1]) De facto ist das aber vielfach nicht eben nötig, sogar undurchführbar, und würde zu zeitraubend sein. In vielen Fällen kann sich der Ernährungsphysiologe z. B. damit begnügen, Bakterien möglichst fern zu halten, wobei er nicht immer so rigoros zu verfahren braucht, wie oben geschildert, und erst nach Ermittelung bestimmter Gesetzmäßigkeiten der Frage nachgehen, ob andere „Linien“ anders reagieren als diejenigen, die er untersucht hat. Und umgekehrt wird der Vererbungsphysiologe häufig zunächst darauf sehen, reine Linien zu benutzen und

1) Correns, C., Zeitschr. f. Bot., 1910, Bd. 2, S. 537.

unbekannte, fremde Erbmasse fernzuhalten, ohne befürchten zu müssen, daß einige seinen Pflanzen anhaftende oder im Boden, in dem sie wurzeln, sich entwickelnde Bakterien seine Kreise stören.

Was nun im Vergleich damit unsere Bakterien angeht, so können wir gleich vorwegnehmen, daß in jeder Bakterienzelle „reines Blut" vorliegt, Gefahr einer Bastardierung ist hier nicht vorhanden; wir werden nämlich später noch hören, daß Geschlechtlichkeit bei Bakterien bisher noch nie nachgewiesen worden ist, jedenfalls keine derartigen Geschlechtsprozesse, bei welchen sich die Nachkommen verschiedener Zellen mischen. Um so wichtiger ist es, dafür zu sorgen, daß man mit reinen Linien arbeitet, denn die Grenzen zwischen den Bakterienarten sind vielfach schwer zu bestimmen, und alles, was z. B. unter der Flagge „fluoreszierender Wasserbazillus" segelt, kann trotz großer Ähnlichkeit bei oberflächlicher Betrachtungsweise doch durchaus verschieden sein. Eine Hauptsache, so werden wir schließen, ist es also, stets seine Kulturen von einer einzigen Mutterzelle abzuleiten. Hat man solche Kulturen erzielt, so pflegt es, von ganz komplizierten Versuchsbedingungen abgesehen, nicht sehr schwer zu sein, fremde Keime fernzuhalten, d. h. Infektion seiner Kulturen zu vermeiden. Auf technische Schwierigkeiten pflegt vielmehr zunächst nur das Problem zu stoßen: Wie isoliert man eine einzige Bakterienzelle, um sie zum Ausgangspunkt einer Kultur zu machen, da man sie ja wegen ihrer geringen Dimensionen nicht mit Händen greifen kann?

Halten wir uns der größeren Anschaulichkeit halber gleich an einen konkreten Fall und nehmen wir an, wir wollten uns aus unserm Heuinfus eine Reinkultur irgendeiner der von uns darin beobachteten Bakterienarten verschaffen. Da würde es zuerst darauf ankommen, eine geeignete Nährlösung herzustellen, und die Tatsache, daß die betreffende Art im Heuinfus gedeiht, würde uns hier den Weg weisen, zuerst eine Portion sterilen Heuinfus zu bereiten. Wir filtrieren zu diesem Behuf etwas Infus, um eine möglichst blanke Lösung zu erhalten. Da, wie wir oben gehört haben, durch die Poren des Filtrierpapiers Bakterien mit hindurchgehen, müssen wir nun diese Lösung noch sterilisieren, am einfachsten durch hinreichend langes Kochen. Sollte sie dabei trüb werden, so muß sie abermals filtriert und sterilisiert werden. Das Kochen führen wir aus, indem wir den Infus auf mehrere Glaskölbchen verteilen, diese mit einem Wattepfropfen verschließen und längere Zeit erhitzen. Durch die Watte kann beim Kochen Dampf ungehindert entweichen, beim Abkühlen dringt die Außenluft durch dieselbe wieder ein, wird aber filtriert und so keimfrei gemacht. Solch steriler Infus bleibt dann beliebig lange klar. Alsdann entnehmen wir dem ursprüng-

lichen Infus ein kleines, von Bakterien wimmelndes Tröpfchen, am besten mittels eines in einen Glasstab eingeschmolzenen, ausgeglühten Platindrahtes, und übertragen es in eines der mit sterilem Infus gefüllten Kölbchen, wir „impfen" den Infus. Nun untersuchen wir ein Tröpfchen desselben, das wir nach gründlichem Umschwenken, wiederum mit der Platinnadel, entnommen haben, mikroskopisch. Finden wir in jedem Tropfen mehr als eine Bakterienzelle, so haben wir für unsere Zwecke zu reichlich beimpft und wiederholen den Versuch, indem wir eine etwas größere Portion des sterilen Infuses mit einem gleichgroßen Tröpfchen impfen. Finden wir jetzt bei mikroskopischer Betrachtung, daß nun in jedem zweiten Tropfen eine einzige Bakterienzelle sich befindet, so übertragen wir nunmehr in eine ganze Zahl Kölbchen mit sterilem Infus je einen derartigen Tropfen. Wenn alles gut gegangen ist, so haben wir offenbar auf diese Weise die eine Hälfte der Kölbchen mit einer einzigen Zelle beimpft, die andere Hälfte muß aber steril bleiben und wird von uns zur Kontrolle weiter beobachtet; sie muß dauernd klar bleiben, in der ersten Hälfte der Kölbchen aber muß sich über kurz oder lang eine von je einer Zelle abstammende Bakterienvegetation entwickeln, schon dem bloßen Auge durch Trübung, Kahmhautbildung usw. erkennbar. Jetzt sehen wir auch ein, warum wir zu Anfang darauf hielten, daß der sterile Infus durchaus klar ist: Man kann schon mit unbewaffnetem Auge erkennen, ob er wirklich steril ist und bleibt oder nicht, während man das in Flüssigkeiten, die von vornherein trüb sind, nicht ohne mikroskopische Beobachtung beurteilen kann.

In solcher oder doch ähnlicher, wie ersichtlich recht umständlicher Weise sind die ersten Reinkulturen, die sich die Forscher überhaupt verschafft haben, entstanden.

Will man die Methode verfeinern und gänzlich einwandfrei gestalten, so kann man auch die Vegetation unter dauernder mikroskopischer Kontrolle aus einer Zelle sich entwickeln lassen. Dann bringt man, nachdem man den sterilen Infus beimpft hat, und zwar beispielshalber so reichlich, daß sich in jedem Tröpfchen desselben je eine Bakterienzelle befindet, eines dieser Tröpfchen auf ein durch die Flamme gezogenes und so sterilisiertes Deckgläschen, kehrt es geschwind um und legt es auf einen sterilen Glasring, der in der Mitte eines ebenfalls sterilen Objektträgers festgekittet ist. Durch Vaselinverschluß sorgt man dafür, daß der Tropfen nicht verdunstet. Nun haben wir einen sogenannten „hängenden Tropfen", in dem eine Zelle sich vorfindet, wovon wir uns natürlich durch mikroskopische Beobachtung sofort überzeugen. Wir können das Präparat nun einfach unter dem Mikroskop liegen lassen und etwa jede halbe Stunde betrachten. So sehen wir, wie die

Zelle sich teilt, und da der Infus für sie eine gute Nahrung ist, bald schon eine ganz stattliche Zahl von Nachkommen hervorgebracht hat (vgl. S. 33), so daß das Tröpfchen sich nach kurzer Zeit stark trübt. Dann können wir von diesem Tröpfchen in ein mit sterilem Infus gefülltes, mit Wattepfropf verschlossenes Kölbchen überimpfen. Diese Methode ist ganz sicher, da wir offensichtlich etwaige andere Bakterienzellen oder sonstige Mikroben, die sich vielleicht neben die eine, auf die es uns ankommt, „eingeschlichen" haben sollten, unbedingt beobachten würden, und den Versuch als mißlungen ausmerzen könnten.

Haben wir uns nun auf die eine oder andere Weise eine solche *„Einzellkultur"* verschafft — so nennen wir jede Kultur, deren Zellen notorisch von einer Mutterzelle abstammen —, so wird man aus dieser von Zeit zu Zeit in neue, sterile Nährlösungen überimpfen und sich auf diese Weise beliebig lange Zeit von einer einzigen Zelle hergeleitetes, lebenskräftiges Material vorrätig halten. Es braucht kaum gesagt zu werden, daß man bei allen Überimpfungen und ähnlichen Manipulationen aufs sorgfältigste darauf zu achten hat, daß nicht etwa aus der Luft Keime in das Gefäß fallen und so die Kultur „verunreinigen". Oft empfiehlt es sich, zu diesem Zweck einen sog. sterilen Kasten zu verwenden, d. h. einen Glaskasten, in den man reichlich Wasserdampf hineinleitet, der dann beim Abkühlen sich niederschlägt und so alle Keime aus der Luft niederreißt. Der Kasten besitzt seitliche Klappen, durch die der Experimentator seine Hände einführt und nun Öffnen der Kulturkolben, Überimpfen usw. im vollkommen sterilen Raum vornimmt. Auch hat man in besonders für bakteriologische Zwecke eingerichteten Laboratorien ganze sterile Zimmer, in denen die Luft auf gleiche Weise keimfrei gemacht wird und deren Wände und Boden mit Sublimatlösungen abgewaschen werden; in diesen ist ein ganz zuverlässiges Arbeiten möglich. Im allgemeinen wird man allerdings beobachten, es sei denn, daß man in ganz besonders stark verseuchten Räumen zu arbeiten gezwungen ist, daß Luftinfektionen — von Sonderfällen, etwa dem Arbeiten in engen Laboratorien auf Schiffen, die wissenschaftliche Expeditionen tragen, abgesehen — weniger zu fürchten sind als Infektionen, die daher stammen, daß man Glasgefäße, Nährlösungen, Instrumente, Hände usw. nicht sorgfältig genug keimfrei gemacht hat.

Die Wattepfropfen der Gefäße, das sei noch betont, müssen vor jedem Öffnen der Gefäße abgeflammt werden, da sich an diesen Stätten begreiflicherweise mit Vorliebe Keime ablagern. Auch ist zu beachten, daß solche Wattepfropfen zwar für Bakterien undurchgängig sind, daß aber Schimmelpilze vermöge des Spitzenwachstums (S. 27) ihrer Hyphen durch sie hindurch wachsen können bis hinab in die Nährlösung, so-

bald ihre Sporen oder Konidien auf die Watte fallen und dort genügend Feuchtigkeit zum Auskeimen finden. Darum ist es gut, die Wattepfropfen durch einige Tropfen Sublimatlösung o. ä. zu vergiften.

Das oben geschilderte Reinkulturverfahren ist nun zwar ein sehr sicheres, es bedarf jedoch kaum des Hinweises, daß seine Durchführung sich oft recht schweißtreibend gestalten wird; es ist schon deshalb sehr zeitraubend und in vielen Fällen überhaupt undurchführbar, weil man es ja ganz dem Zufall überlassen muß, welche von den vielen im Infus nebeneinander lebenden Arten man in Gestalt einer einzigen Zelle im hängenden Tropfen erhält, und wenn man z. B. eine bestimmte Art, die man vorher mit andern untermischt mikroskopisch gesehen hat, züchten will, so gilt es, eine sehr große Zahl von Einzellkulturen anzusetzen, bis einem der Zufall die gewünschte Art vielleicht zuführt — vielleicht auch nicht.

Bequemer und einfacher ist nun die zurzeit ganz allgemein bekannte und geübte Verwendung gallertartiger Nährböden, die man herstellt, indem man die Nährlösung, z. B. Heuinfus, mit etwa 10% Gelatine versetzt und sodann nach Filtrieren durch Erhitzen sterilisiert. In der Wärme flüssig, gesteht dieser Nährboden nach dem Erkalten zu einem Gelée, um bei mäßiger Erwärmung wieder flüssig zu werden. Man bringt nun in eine Portion solchen sterilen, durch mäßiges Erwärmen verflüssigten Nährbodens, die sich in einem sterilen, mit Watte verschlossenen Kölbchen, Reagensglas usw. aufbewahren läßt, eine Spur bakterienhaltiger Flüssigkeit, mischt sorgfältig durch Umschwenken und gießt in eine flache, mit übergreifendem Deckel versehene Glasschale („Petrische Doppelschale“) aus, die man vorher durch längeres Erhitzen im „Trockenschrank“ auf 150 Grad keimfrei gemacht hat. Bald erstarrt die Gallerte in flacher Schicht, und nun wird die Doppelschale, unter einer Glasglocke gegen Staub geschützt, sich selbst überlassen. In ihr finden sich nun die einzelnen Bakterienzellen, getrennt voneinander an bestimmte Stellen gebannt vor; bald vermehren sie sich, indem sie den mechanischen Widerstand, den die Gallerte ihnen entgegensetzt, überwinden, und es entsteht an jeder Stelle, wo zu Anfang eine Zelle lag, je ein mit bloßem Auge sichtbares Pünktchen, weiß, gelblich oder von anderer Färbung, das allmählich heranwächst und u. U. recht stattliche Dimensionen annehmen kann. Mikroskopische Beobachtung würde uns zeigen, daß jedes Pünktchen aus einer großen Zahl von Bakterienzellen besteht, erwachsen aus der einen, die an der betreffenden Stelle in der Gallerte eingeschlossen war. Man pflegt diese Pünktchen als „Kolonien“ zu bezeichnen. (— Auf Kolonien, die von Schimmelpilzen oder andern Mikroorganismen gebildet werden, gehen

wir hier nicht ein —). Hat man die Gelatine nicht allzu dicht beimpft, so daß die Kolonien hübsch weit voneinander entfernt heranwachsen, so kann man nach einiger Zeit von jeder Kolonie in ein Kölbchen mit steriler Nährlösung überimpfen, ohne Gefahr zu laufen, Zellen von einer andern Kolonie gleichzeitig mit zu übertragen. Auch ist es ein Leichtes, Material von den verschiedenen Kolonien vorher mikroskopisch zu untersuchen und sich zu überzeugen, daß Reinkulturen vorliegen, soweit das überhaupt durch bloßen Anblick möglich ist, und dann nur von solchen, soweit man sich gerade für sie interessiert, abzuimpfen.

So bequem diese Methode ist, so hat sie doch einige Schattenseiten und darf nur unter Beobachtung strenger Kritik verwendet werden. Zunächst ist schon häufig darauf aufmerksam gemacht worden, daß viele Bakterien, und zwar gerade auch die interessantesten, weil eigenartigsten, auf Gelatineböden nicht gedeihen. Sodann haben viele Arten die in diesem Fall unerwünschte Eigenschaft, die Gelatine zu zersetzen und dabei zu verflüssigen, so daß leicht die Kolonien ineinander überfließen, womit der Zweck der ganzen Maßnahme natürlich vereitelt ist. Man kann sich in beiden Fällen häufig dadurch helfen, daß man statt Gelatine Agar-Agar verwendet, d. h. eine Gallerte, die nicht, wie jene, tierischen Ursprungs ist, sondern aus den Zellwänden japanischer Rotalgen besteht, den Vorteil besitzt, von den allermeisten Bakterien nicht angegriffen zu werden, und vor Gelatine auch noch das voraus hat, daß sie auch bei den höchsten Temperaturen, bei welchen Bakterien (auch die „Orthothermophilen“, vgl. darüber später) überhaupt noch wachsen können, gallertartig gehalten werden kann, während Gelatine bei 25 Grad schon flüssig oder doch so weich ist, daß es unmöglich ist, gallertartige Gelatinenährböden im Brutschrank bei etwas erhöhter Temperatur aufzustellen.

Statt der genannten Gallerten hat man für besondere Zwecke wohl auch andere Gallerte, gallertige Kieselsäure, für wieder andere Formen erstarrtes Blutserum verwendet; oder man ist auch so vorgegangen, daß man Gypsplatten gegossen, Filtrierpapierscheiben geschnitten und mit Nährlösung getränkt hat und nach der Sterilisation auf deren Oberfläche dann bakterienhaltige Flüssigkeiten mit dem Sprayapparat geblasen hat; das letztere Verfahren, bei dem alle Keime oberflächlich lagern, empfiehlt sich, nebenbei gesagt, in allen den Fällen (auch bei Verwendung von Gelatine oder Agar), in denen man verhindern will, daß die Keime sich im Innern der Nährböden entwickeln, also zumal bei sehr luftgierigen Arten. Hiernach kann man von der eben geschilderten „Gießplattenmethode“ die „Sprühplattenmethode“ unterscheiden.

Alle die genannten Verfahren haben noch einen Übelstand, wenn es auf Herstellung zweifelsfreier Einzellkulturen ankommt. Die Bakterienzellen haben häufig so schleimige und klebrige Oberflächen, daß beim Verteilen der Bakterienzelle in der noch flüssigen Gallerte oder in dem Wasser, das bestimmt ist, auf der Oberfläche der Platten zerstäubt zu werden, mehrere Zellen fest aneinander haften bleiben, so daß dann nicht alle Kolonien von einer, sondern einige auch von mehreren Zellen abstammen, die noch dazu vielleicht verschiedenen Arten angehören. Bei einer besonderen Bakterienfamilie, den sog. Schleimbakterien, ist es aus diesem Grunde überhaupt noch nicht gelungen, durch Plattenguß Einzellkolonien zu erhalten. Eine Eisenbakterie, die wir später noch kennen lernen werden, deren Zellen mit schleimiger Scheide versehen sind, konnte von einem daran hängenden Kokkus durch Plattenkulturen erst dann befreit werden, als man die scheidenlosen Schwärmer der Eisenbakterie zum Ausgang der Kulturen wählte.[1]) Tatsächlich weiß jeder Bakteriologe, daß nicht ganz selten Kolonien auf Agar oder Gelatine, die für das bloße Auge ganz einheitlich aussehen, gleichwohl aus ganz verschiedenen Zellen bestehen, sog. „Mischkolonien" sind. Besonders schlimm ist das für den Fall, daß man wegen der weitgehenden Ähnlichkeit der Gestalt, die viele, sonst ganz verschiedene Bakterien haben können, oft nur sehr schwierig derartige Mischkolonien als solche erkennen kann, beim Weiterarbeiten somit zu falschen Schlüssen gelangen könnte, z. B. zu dem Schluß, daß sich aus einer Zelle ganz verschiedene Deszendenten entwickeln, und diese Schlüsse gehören leider nicht zu den Seltenheiten auf bakteriologischem Gebiet. Jedenfalls ist in den allermeisten Fällen ein derartiger Schluß ein Trugschluß, so zustande gekommen, daß man eben nicht von einer Einzellkultur ausging. Um nun solchen oft schwerwiegenden Irrtümern zu entgehen, empfiehlt es sich häufig, auch bei Verwendung gallertiger Böden, die Platte gleich nach dem „Guß" mikroskopisch zu kontrollieren. Man wird dann die Platten nicht in Petrische Doppelschalen gießen, wie das oben geschildert wurde, vielmehr nur eine kleine Menge mit Bakterien beimpfter Gallerte auf einem Deckglas erstarren lassen und dieses in umgekehrter Lage auf einen Glasring, der auf einem Objektträger sich befindet, legen. Nun wird man sofort, ehe irgendwelches Wachstum eintreten kann, einzeln liegende Zellen mikroskopisch aufsuchen, auf dem Deckgläschen, da wo sie liegen, einen kleinen Tuschepunkt o. ä. anbringen und weiß dann ganz sicher, daß diejenigen Kolonien, die sich unter solch einem Tuschepunkt entwickeln, Einzellkolonien sind. Diese Methode ist vor allen an-

1) Molisch, H, Die Eisenbakterien, Jena 1910, S. 37.

dern ganz besonders zu empfehlen, vorausgesetzt, daß die gewünschte Art auf gallertigen Nährböden zum Wachstum zu bringen ist. Es wird sich dann meistens empfehlen, zuerst in einer großen Doppelschale eine wahrscheinlich reine Kolonie der betr. Art zu züchten und dann, von dieser ausgehend, eine mikroskopisch zu kontrollierende Kultur sich herzustellen, die dann ganz bestimmt aus einer einer einzigen Zelle erwachsen ist.

Kann man aus irgendwelchen Gründen bei der Verwendung von Plattenkulturen die mikroskopische Kontrolle nicht ausführen, so gießt man meistens nicht eine Platte, sondern mehrere hintereinander, indem man von einer auf der ersten Platte gewachsenen Kolonie abimpft und dies Verfahren nötigenfalls mehrfach wiederholt. So wird die Wahrscheinlichkeit, daß man Einzellkulturen erhält, größer und größer, bis sie fast zur Gewißheit wird. Auf den Genuß absoluter Gewißheit, wie mikroskopische Kontrolle ihn verschafft, muß man allerdings dabei Verzicht leisten.

Neuerdings[1]) hat man nun noch eine, wie die Erfahrung lehrt, gleich einfache und praktische Abänderung dieser Methode in Vorschlag gebracht, die zumal für den Fall empfehlenswert ist, daß die Bakterienzelle, auf deren Isolierung man abzielt, sehr klein ist. Solche Zellen sind natürlich selbst in einem recht kleinen Tropfen nicht immer ganz leicht zu sehen, und das ist fatal, sowohl für den Fall, daß sie sich beabsichtigterweise darin befinden, wie für den andern, daß sie eine unbeabsichtigte Verunreinigung vorstellen sollten. Man geht dann so vor, daß man die zu isolierenden Bakterien erst in ein Kölbchen mit verdünnter und sterilisierter chinesischer Tusche einimpft, in diese eine durch die Flamme gezogene, dadurch sterilisierte Zeichenfeder eintaucht und ganz kleine Tuschepünktchen in gleichen Abständen auf der Oberfläche einer Gelatineplatte aufträgt. Da die Tusche nur einen sehr dünnen Überzug auf der Gelatine bildet, heben sich die kleinsten Zellen bei mikroskopischer Betrachtung weiß auf dunklem Grund ab und können nicht übersehen werden. Wie ersichtlich, handelt es sich um eine Art von Dunkelfeldbeleuchtung. Man markiert ihre Lage und verfährt sodann wie oben. Auch hat sich gezeigt, daß die einzelnen Zellen, wenn man die mit Tuschepünktchen versehene Gelatine mit einem Deckgläschen bedeckt und dies dann wieder abhebt, am Deckgläschen haften bleiben; man kann also zunächst die Bakterien in den Tuschepünktchen auf gewöhnliche, nicht mit Nährstoffen versehene Gelatine bringen, dann mittels

1) Burri, R., Das Tuscheverfahren, als einfaches Mittel zur Lösung einiger schwieriger Aufgaben der Bakterioskopie, Jena 1909.

Deckgläschen abheben und auf Nährgelatine übertragen. Diese Methode, die mannigfacher Variation fähig ist, hat man als „Tuschepunktmethode“ bezeichnet.

Oben war gesagt, daß die wesentliche Schwierigkeit beim Isolieren von Bakterien in der Unmöglichkeit liegt, die einzelne Zelle mit Händen zu greifen. Wir wollen nun hier noch kurz bemerken, daß man diese Schwierigkeit noch auf anderm Wege als dem bislang geschilderten zu umgehen versucht hat, indem man kleine sinnreiche Apparätchen konstruiert hat, mittels deren man einzelne Zellen aus einem Tropfen herausfischen kann, nämlich dünne, geeignet geformte Glasfäden, die mittels Schrauben in den von Bakterien wimmelnden Tropfen eingeführt werden.[1]) Wir beschränken uns hier auf diesen kurzen Hinweis; die Methode ist bisher nur in sehr beschränktem Umfang verwendet worden; vielleicht ist sie berufen, noch viel zu leisten, da sie eben den unleugbaren Vorteil hat, daß man ganz direkt auf den Fang eben der Zelle, die man isolieren und zum Ausgang einer Kultur machen will, ausgehen kann.

Hat man sich nun auf die eine oder andere Weise eine Reinkultur verschafft, so kann man schon aus dem Anblick, den solche Kulturen dem bloßen Auge bieten, allerlei Schlüsse auf die Lebensweise der betr. Art ziehen. Impft man Bakterien in eine Nährlösung, etwa Heuinfus, und trübt sich die Flüssigkeit nach dem Impfen bald gleichmäßig, so deutet das darauf hin, daß die vorliegende Art beweglich ist. Andernfalls würde sich ein Bodensatz oder auch eine Haut an der Oberfläche bilden. Genaueren Aufschluß über die Gestalt der Zelle ergibt dann die mikroskopische Untersuchung, die nie häufig genug gehandhabt werden kann.

Handelt es sich lediglich um morphologische Untersuchungen, so braucht man — das sei hier noch hinzugefügt — die Bakterien nicht erst in Kölbchen zu überimpfen, sehr häufig genügt es vielmehr, sie im hängenden Tropfen längere Zeit zu halten und zu beobachten. Natürlich muß man dann stets das Deckgläschen, an dem der Tropfen hängt, mittels Vaseline dicht an den Glasring anschließen, um zu verhindern, daß der Tropfen verdunstet. Man redet in diesem Fall auch von „Tröpfchenkultur“.[2]) Hält man die Kultur nicht im hängenden Tropfen, sondern in einer gleichmäßig dünnen Flüssigkeitsschicht, die das Deckgläschen überzieht, wobei dann alle in demselben erwachsenden Zellen offenbar dem Glas adhärieren, so spricht man[2]) auch von „Adhäsions-

1) Vgl. Küster, E., Kultur der Mikroorganismen, Leipzig u. Berlin 1907, S. 58. 2) P. Lindner.

kultur". — Will man die physiologischen Eigenschaften der Bakterien ermitteln, so würde man Kölbchen mit Reinkulturen verschiedener Arten bei verschiedenen Temperaturen hinstellen, um zu ermitteln, innerhalb welcher Temperaturgrenzen das Wachstum stattfindet, und wann es am günstigsten ist. Zu diesem Zweck werden bekanntlich „Brutschränke" der verschiedensten Konstruktion angefertigt („Thermostaten"), in denen die Temperatur in geeigneter, hier nicht zu schildernder Weise auf der gewünschten Höhe gehalten wird. Man würde ferner die Kulturen auch unter den Rezipienten einer Luftpumpe bringen, um zu sehen, ob die Art auch ohne den Sauerstoff der Luft leben kann. Sodann würde man die verschiedensten Nährlösungen verwenden, um die Ansprüche in bezug auf die Ernährung zu ermitteln, und sich auf solche und ähnliche Weise ein möglichst genaues Bild von Form und Lebensführung der verschiedenen Bakterienarten machen. Einzelheiten folgen später. Doch sei hier noch soviel gesagt: man darf nicht in den Fehler verfallen, ausschließlich die chemische Qualität seiner Nährlösungen in Rechnung zu setzen, muß vielmehr stets im Auge haben, daß auch die physikalische Eigenart des Nährsubstrates von großer Bedeutung sein kann; daß z. B. eine Nährlösung unter Umständen ganz anders wirkt, wenn man sterilen Sand mit ihr befeuchtet und dann impft, als wenn man den Zusatz von festen Substanzen unterläßt. Durchlüftungs- und andere Bedingungen spielen begreiflicherweise neben der stofflichen Eigenart der Nährböden eine gewaltige Rolle, wie wir u. a. bei Behandlung der Bodenbakteriologie noch hören werden. Und wenn sich zeigt, daß viele Bakterien in Nährlösungen nicht so gut als etwa auf sterilen Kartoffelscheiben gedeihen, so spielt dabei nicht ausschließlich die chemische Zusammensetzung, sondern auch die Konsistenz des Substrates eine Rolle.

Wir haben oben Bakterienkolonien auf gallertigen Substraten mit Rücksicht darauf kennen gelernt, daß man mit ihrer Hilfe Einzellkulturen sich verschaffen kann, müssen nun aber nochmals auf dieselben zurückkommen, um nachzuweisen, daß solche Kulturen auch in anderer Hinsicht eine große Bedeutung besitzen; es kann nämlich der gewiegte Bakteriologe, aber auch nur dieser, aus ihrem Anblick mit unbewaffnetem Auge auf charakteristische Merkmale der Art schließen, kann somit auch bekanntere und wichtigere Arten makroskopisch an der Form und Struktur der Kolonien auf gallertigen Böden erkennen, so der mikroskopischen Untersuchung vorarbeitend. Wenn wir hier auf diese Fragen zu sprechen kommen, so weisen wir auf ein ungeheuer großes Gebiet hin, deshalb so groß, weil die Bakteriologie, zumal auch die medizinische, seit Einführung der gallertigen Böden in weitgehendstem,

nach dem Geschmack mancher wohl etwas zu weitgehendem Maße den makroskopischen Anblick der Kulturen auf Agar oder Gelatine mit zur Charakterisierung der Arten benutzt. Wir beschränken uns auf folgende kurze Ausführungen:

Betrachtet man beimpfte und dann ausgegossene Gelatine- oder Agarplatten, sog. „Plattenkulturen", nachdem das Wachstum der eingeimpften Zellen erfolgt ist, so fällt vor allem zunächst auf, daß einige Kolonien aufgelagert, andere eingelagert sind. Das erklärt sich häufig so, daß von luftliebenden Arten in erster Linie die zufällig auf der Oberfläche oder nahe der Oberfläche lagernden Zellen sich zu Kolonien entwickeln, von luftscheuen vorwiegend die tief gelagerten (die Ausdrücke luftliebend bzw. luftscheu gebrauchen wir hier der Einfachheit halber statt sauerstoffliebend, sauerstoffscheu). Bei Zucht der letzteren Formen verwendet man, wenn man nicht vollkommenere Einrichtungen zur Entfernung des Sauerstoffes benutzen will, auch statt der Petrischalen zylinderförmige Gläser, in denen man die Gallerte „in hoher Schicht" erstarren läßt. Umgekehrt wird man dafür sorgen müssen, daß die Keime sehr luftliebender Formen nicht allzu tief ins Innere der Gallerte hinabsinken; manche Formen, das wird z. B. für Schleimbakterien angegeben, sind in dieser Beziehung so empfindlich, daß sie, in noch flüssige Gallertböden eingeimpft, in denen sie während des langsamen Erstarrens herabsinken, überhaupt nicht wachsen. Im letztern Falle empfiehlt es sich, die oben schon genannte „Sprühplatten-

Abb. 10.

Glattrandige, „saftige, erhabene" Kolonien auf Nährgallerte.

a Streptococcus mucosus. b Bact. pneumoniae.

Abb. 11.

Kolonie des *Bac. mycoides* „Wurzelbazillus") auf Gelatineplatte.

Aus Lehmann u. Neumann, Atlas und Grundriß der Bakteriologie.

methode" zu verwenden, die auch sonst Vorteile haben kann; so hat sie u. a. eine schnellere Entwicklung der Keime zu Kolonien und eine charakteristischere Ausbildung der Kolonien zur Folge. Eigenartigerweise zeigt sich sodann, wenn wir eine gleiche Zahl gleicher Keime

einmal in Guß-, sodann in Sprühplatten verarbeiten, daß — auch ganz unabhängig von Sauerstoffbedürfnis — von der einen Art eine größere Zahl von Keimen auf Gußplatten, von der andern Art aber mehr Keime auf Sprühplatten zur Entwicklung kommen — aus noch unbekannten Gründen.[1])

Nun ein Wort über die Form der Kolonien von Plattenkulturen[2]), und zwar zuvörderst der aufgelagerten: Aufgelagerte Kolonien sind entweder flach oder auch halbkugelförmig, letzteres besonders dann, wenn die Zellwände sehr schleimig sind. Solche Kolonien sehen oft aus wie trübe Tautröpfchen und lassen sich, wenn der Schleim zäh-elastisch ist, mit einer Nadel als Ganzes von der Gallertoberfläche abheben. Im Umriß sind aufgelagerte Kolonien meistens rund (Abb. 10a, b), sie können aber auch lappige Ausstülpungen, etwa wie eine Amöbe, haben, oder auch wurzelfaserähnliche Ausläufer (Abb. 11), und eben an solchen Eigentümlichkeiten kann man oft Arten voneinander unterscheiden. So ist z. B. ein gemeiner Spaltpilz als Wurzelbazillus benannt, danach daß er derartige Ausläufer an seinen Kolonien bildet. Was die Struktur der Kolonien angeht, so sieht man nicht selten konzentrische Schichtung. In bestimmten Fällen hat man nachweisen können, daß diese dadurch bedingt ist, daß Temperatur und Beleuchtung während des Wachstums der Kolonien wechselten; bei starker Beleuchtung wird das Wachstum gehemmt, die Zellen liegen ziemlich locker, bei Dunkelheit wachsen sie kräftiger, und die Zellen lagern dichter. Ebenso wird bei wechselnder Temperatur die Lagerung der Zellen eine verschiedene sein, was sich gleichfalls schon dem bloßen Auge verrät. In andern Fällen ist eine derartige Abhängigkeit der Schichtenbildung von Licht und Wärme nicht nachweisbar.

Wie sehr übrigens die Form und Struktur der Kolonien von äußeren Wachstumsbedingungen abhängt, weiß jeder Bakteriologe: Ein neuerdings dafür bekannt gegebenes Beispiel bietet der eben genannte Wurzelbazillus, bei dem die so charakteristischen Ausläufer an den Kolonien nach Zucht bei 32 Grad nicht sichtbar sein sollen, wohl aber nach Kultur bei 23 Grad, und gleich verhalten sich einige ähnliche Arten.[3]) In solchen Fällen erhebt sich natürlich immer die Frage, inwieweit die äußeren Bedingungen direkt auf den Spaltpilz wirken oder auf die Gallerte; denn daß diese in ihrer Qualität durch die Temperatur usw. beeinflußt wird und ihrerseits das Wachstum der Kolonie beeinflußt, ist

1) Spitta u. Müller, A., Ref. v. Behrens, Ztsch. f. Bot., 1910, Bd. 2, S. 288.
2) Vgl. u. a. Hutchinson, H. B., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 133.
3) Holzmüller, K., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 304.

klar: Glatte Oberfläche der Gallerte wird bewirken, daß das Wachstum aufgelagerter Kolonien ein weit ausladendes ist, bei rauher Oberfläche werden die Zellen, die das Bestreben haben, auseinanderzuwachsen, sich, behindert durch den Widerstand, übereinanderschieben, was eine Erhöhung der Kolonie und Verkleinerung ihres Umfangs zur Folge hat. Genaue Angaben über die für eine Art charakteristische Kolonieform haben also nur dann Sinn und Verstand, wenn man die Qualität des Nährbodens und die Zuchtbedingungen ganz genau angeben kann.

Gleiches gilt von der Form der eingesenkten Tiefenkolonien, über welche neuerdings interessante Beobachtungen und Erwägungen veröffentlicht worden sind.[1]) Die Form solcher Tiefenkolonien ist (es sei denn, daß sie sehr alt sind), ganz dieselbe, welche Gasblasen besitzen, die „zufällig" in der Gallerte eingeschlossen sind, oder die man künst-

a *b* *c*

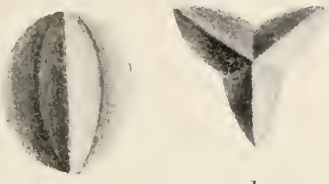
Abb. 12.

„Linsenkolonien" von *Bact. typhi* aus 1,5 prozentiger Agarkultur (nach Orsós). Kolonie *a* ist mit ihrem Äquator senkrecht, *b* unter einem Winkel von 45° und *c* parallel zur optischen Achse gestellt.

lich darin erzeugt, indem man einer Gallerte kohlensaures Natrium zusetzt und sie dann in verdünnte Säure legt. Diese macht aus dem kohlensauren Natrium Kohlensäure frei, die sich nun in Bläschenform im Inneren der Gallerte abscheidet. Die Form solcher Blasen und ebenso die von Tiefenkolonien, ist nun zunächst die der Kugel, dann meistens die einer Linse oder Ellipsoids, oder Kombinationen beider Formen, und diese Formen erklären sich einfach als Resultanten des durch Zellteilung bedingten Ausdehnungsbestrebens der Kolonien einer-, des elastischen Widerstandes der Gallerte andererseits. Meist zeigt sich folgendes: Ganz jugendliche Kolonien sind kugelförmig, eine Form, die ohne weiteres verständlich ist als Folge des allseitig gleichen Drucks der Gallerte auf die sich vermehrenden Zellen. Als zweite Form entsteht dann die Linsen- oder ellipsoidische Form, als Folge einer durch die sich weiter teilenden Zellen bedingten Spaltung der Gallerte. Den

1) Orsós, F., B. C. I, Or. 1910; Bd. 54, S. 289.

Grund dieser Formveränderung kann man sich rein mechanisch leicht mit der Überlegung klar machen, daß eine Kolonie, die aus der Kugel in die Linsenform übergeht, dadurch bei gleichem Volum größere Oberfläche erhält, als wenn sie kugelig bliebe, somit die Verdrängung der Gallerte auf eine größere Fläche verteilt und darum mit geringerem Kraftaufwand erreichbar ist. Durch den zur ellipsoidischen oder Linsenform führenden Spalt wird nicht nur die Gallerte, sondern auch die junge



a *b*

Abb. 13 nach Orsós.
„Dreiblattkolonien" von *Staphylococcus pyogenes aureus* aus einer 3tägigen 2prozentigen Agarkultur.
Kolonieachse in *a* vertikal, in *b* parallel zur optischen Achse.

Abb. 14 nach Orsós.
„Sechsblattkolonien" von *Staphylococcus pyogenes aureus.*

kugelige Kolonie in zwei Halbkugeln zerspalten, und diese beiden Halbkugeln sieht man nicht selten noch den Linsen beiderseits in Form kleiner Knöpfchen aufsitzen (Abb. 12). Findet die Spaltung aus irgendwelchen Gründen nicht derart statt, daß die Kolonie in zwei gleiche Halbkugeln zerteilt wird, sondern asymmetrisch, so treten wiederholte Spaltungen ein, und die Kolonie kann ziemlich verwickelte Gestalt annehmen, indem sie aus mehreren regelmäßig angeordneten Linsensegmenten besteht. Man spricht dann von Dreiblatt (Abb. 13), Sechsblatt (Abb. 14) usw.

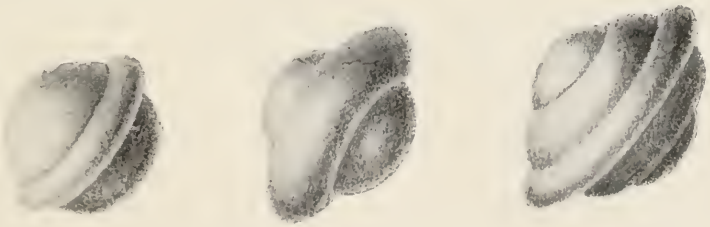


Abb. 15 nach Orsós.
„Saturnusförmige" Kolonien aus 3—4tägiger Agar-Gelatinekultur von *Bact. typhi.*

Noch ältere Kolonien zeigen noch weitaus kompliziertere Formen, auf die hier nicht eingegangen werden soll.

Es versteht sich, daß auch hierbei die Qualität der Gallerte von Bedeutung ist. In Gelatine pflegt die Kugelform länger als in Agar,

wohl auch dauernd erhalten zu bleiben. Tritt Spaltung ein, so pflegt in Gelatine ein Ellipsoid mit abgerundeten Kanten aufzutreten, und wenn beiderseits an solchem Ellipsoid die zwei Halbkugeln der ursprünglichen runden Kolonie noch sichtbar sind, so treten Formen auf, die man sehr anschaulich als Saturnusformen bezeichnet hat (Abb. 15). Solche Kolonie kann eine abermalige Spaltung parallel der ersteren durchmachen, so daß in den nunmehr gespaltenen Ring sich ein zweiter einschiebt und Bilder, wie Abb. 15 rechts (vgl. auch Abb. 16), sie zeigt, entstehen. Ist also Kugel- bzw. ellipsoidische Form die für Gelatine geltende, so ist die typische Linsenform mit scharfen Rändern, früher oft auch als „Wetzsteinform" bezeichnet, für den Agar charakteristisch; die Linse ist um so flacher, d. h. die Oberfläche im Verhältnis zum Volumen um so größer, je konzentrierter der Agar ist, je größeren Widerstand er also dem Wachstum der Zellen entgegensetzt.

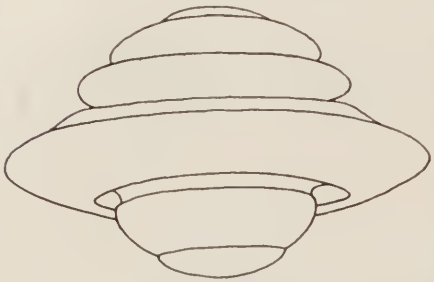


Abb. 16 nach Orsós.
„Saturnuskolonie" aus 8tägiger Gelatinekultur von *Bact. aërogenes*.

Wir haben im vorhergehenden natürlich abstrahiert von den Fällen, in welchen die Bakterien auch noch durch andere Mittel als durch ihr Ausdehnungsbestreben, z. B. durch charakteristische Wachstumserscheinungen, die Form der Kolonie beeinflussen (vgl. z. B. Abb. 11). Klar ist, daß bei Verflüssigung der Gelatine solch regelmäßige Formen, wie eben beschrieben, nicht erhalten werden. Auch Säurebildung der Bakterien und dadurch bedingte Veränderung der Konsistenz der Gelatine kann schon die Kolonieform beeinflussen.

Jedenfalls wird aus dem Gesagten wohl klar hervorgehen, daß die Verwertung des Anblicks der Kolonien als charakteristischen Artmerkmals nur unter Anwendung der schärfsten Kritik tunlich ist.[1])

Das Wachstum und die Vergrößerung der Kolonien findet, soweit untersucht, offenbar im allgemeinen derart statt, daß die am Rande gelegenen Zellen sich lebhaft vermehren, weniger aber oder gar nicht die im Inneren liegenden, weil diese sich unter ungünstigen Bedingungen befinden. Ja, häufig bestehen Kolonien schon am dritten oder vierten Tag aus Zellen, die zum größten Teil abgestorben sind, nur die am

1) Vgl. besonders Gottheil, O., B. C. II, 1901, Bd. 7, S. 430; dort weitere Literatur.

Rand gelegenen Zellen sind noch lebendig. Nicht selten kann man auch beobachten, daß die Zellen im Inneren einer Kolonie, durch die ungünstigen Bedingungen veranlaßt, abweichende, eigenartige Gestalten annehmen; darüber später mehr.

Einige Worte noch über sog. *„sekundäre Kolonien"*: Zwischen den abgestorbenen und abgeschwächten Zellen im Inneren einer Kolonie, die nicht oder kaum mehr weiter wachsen, erstarken einzelne Zellen oder auch Zellkomplexe aus bisher noch unbekannten Gründen plötzlich, vielleicht auf Kosten von Stoffen, die aus den geschädigten Zellen austreten, vermehren sich wieder lebhaft, und so bildet sich an distinkten Stellen der alten Kolonie eine Anzahl kleiner Kolonien, die man wohl auch als „Knöpfchen" bezeichnet hat (vgl. Abb. 17). Bei *Bac. tumescens* und *luteus* konnte nachgewiesen werden, daß die Bildung sekundärer Kolonien an hinreichende Konzentration der Nährstoffe im Agar gebunden ist.[1]) In anderen Fällen ist die Qualität der Nährstoffe dafür verantwortlich zu machen. Sekundäre Kolonien können, falls es sich um sporenbildende Spaltpilze handelt, auch daher ihren Ursprung nehmen, daß einzelne der in der Kolonie gebildeten Sporen an Ort und Stelle wieder auskeimen, (während die Hauptmasse derselben erst nach Übertragung auf einen neuen Nährboden zu keimen beginnt). Sekundäre Kolonien dieser Art zeigt u. a. der Milzbrandbazillus.[2]) Dessen Kolonien sind im jugendlichen Zustand grau bis schmutzig weiß, ihre Oberfläche ist uneben, rauh, glanzlos, ihre Ränder sind zart gezackt, oft mit feinsten,

Abb. 17 nach Reiner, Müller.
Bakterienkolonie mit sekundären Kolonien („Knöpfchen").
(*Bact. typhi* auf rhamnosehaltigem Agar.)

1) Garbowski, L., B. C. II, 1907/8, Bd. 19, S. 641 u. Bd. 20, S. 4.
2) Preiß, H., B. C. I, Or. 1904, Bd. 35, S. 280.

geschnörkelten Ausläufern versehen (vgl. Abb. 18). Die aus Bazillenfäden bestehenden zopfartigen Büschel krümmen und verschlingen sich vielfach, was der Kolonie ein gestricheltes Aussehen verleiht. Nach einiger Zeit, meist am 2. oder 3. Tag, wenn die Kulturen bei 37 Grad stehen, bilden sich nun auf der Oberfläche feine Knötchen, von Sand- bis Hanfkorn-Größe, mit glatten Rändern und Oberflächen; das sind die sekundären Kolonien, die später noch weitere Veränderungen ihres Baues zeigen, z. B. ein erhabenes Zentrum, umgeben von einer ringförmigen Vertiefung. Daß dieselben auskeimenden Sporen ihren Ursprung verdanken, darf daraus geschlossen werden, daß sie sich um so reichlicher zeigen, je stärker der vorliegende Milzbrandstamm zur Sporenbildung neigt, daß ferner die Bildung derselben auch an solchen Kolonien erfolgt, deren vegetative Zellen durch starke Erwärmung abgetötet worden sind, daß endlich asporogene Stämme (vgl. Kap. 9) keine sekundären Kolonien aufweisen. — Auch tertiäre Kolonien können gebildet werden.

Abb. 18.
Kolonie des *Bac. anthracis* auf Gelatineplatte.
Aus Lehmann u. Neumann, Atlas und Grundriß der Bakteriologie.

Als nicht Sporen bildende Spaltspilze, die sekundäre Kolonien in großer Zahl bilden, sei die Gruppe des *Bact. fluorescens* genannt. Auch Formen, die zur Gruppe des *Bact. coli* gehören, sind dafür bekannt, wie wir später noch hören werden.

Sodann sei erwähnt, daß es auch sekundäre Tiefenkolonien, die also nach unten zu, in der Nährgallerte, sich entwickeln, bei vielen Formen gibt. Während die sekundären Oberflächenkolonien dann erst entstehen, wenn die Zellen der primären ihr Wachstum schon großenteils eingestellt haben, sollen sich die Tiefenkolonien bereits dann entwickeln, wenn die primäre Kolonie noch auf der Höhe ihrer Entwicklung steht.[1]) Daß die Zellen solcher sekundärer Kolonien gelegentlich auch in morphologischer wie physiologischer Beziehung von denen der primären abweichen können, wird später noch mitgeteilt werden. Hier

1) Eisenberg, F., B. C. I, Or. 1906, Bd. 40, S. 188.

bemerken wir noch, daß es auch eine ganz andere Art von sekundären Kolonien geben kann, solche nämlich, die dadurch entstehen, daß artfremde Zellen bei unvorsichtigem Arbeiten aus der Luft auf die Kolonie fallen und sich entwickeln, oder dadurch, daß in Mischkolonien zweier Arten die Zellen der einen Art erst nach einiger Zeit plötzlich zu wuchern beginnen. Es ist also in allen Fällen, in welchen sich solche sekundäre Kolonien zeigen, dringend geboten, sich über ihre Genesis genau zu unterrichten.

Hier nun noch ein Wort über die Bezeichnung „Riesenkolonien".

Die eben besprochenen Kolonien erwachsen, oder sollten doch jedenfalls erwachsen aus einer einzigen Zelle. Will man besonders große Kolonien einer Art erzielen, nicht um diese zu isolieren, sondern um recht charakteristische Wuchsformen zu erhalten, so kann man vielfach so vorgehen, daß man von vorneherein eine große Zahl von Zellen dieser Art auf einen Punkt der Gelatine- oder Agaroberfläche bringt. Solche Kolonien werden schon in kurzer Zeit recht groß, daher jener Name. Riesenkolonien sind zwar in erster Linie zur makroskopischen Untersuchung und Charakterisierung von Hefezellen verwendet worden, dienen aber auch in der Bakteriologie diesem Zweck, u. a. neuerdings bei Unterscheidung von Essigbakterien.[1])

Soviel über Struktur und Form der Kolonien auf Platten. Daß man auch auf chemische Veränderungen der Gallerte durch die Bakterien zu achten hat, zumal auf etwaige Verflüssigung der Gelatine, ist schon gesagt. Von großer Bedeutung zur Charakterisierung einer Art kann auch die Frage sein, ob eine Kolonie den Nährboden sauer oder alkalisch macht. Durch Zusatz geeigneter Stoffe kann man sich unter Umständen schon ohne weitere Untersuchung darüber orientieren. Setzt man Lakmusfarbstoff zur Gelatine, so wird dessen Verfärbung nach Rot Säurebildung, die Verfärbung nach Blau die Bildung alkalisch reagierender Stoffe anzeigen. Auch kann man z. B. den Gallertnährboden durch Zusatz fein geschlemmter Kreide undurchsichtig weiß machen; scheiden nun die heranwachsenden Kolonien Säure aus, so wird diese die Kreide lösen, und der Nährboden wird in der Nachbarschaft der Kolonie durchsichtig werden. Liegt in der Nähe eine andere Kolonie, die keine sauren, sondern alkalische Produkte ausscheidet, so wird, soweit die Diffussionszone reicht, die Kreidelösung unterbleiben. Man vgl. dazu Abb. 19. Auch über den Nährwert bestimmter Stoffe kann man sich bei richtiger Versuchsanstellung schon durch den bloßen Augenschein überzeugen. Impft man z. B. eine Gelatineplatte, die keine

1) Perold, A. J., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 13.

Nährstoffe enthält, also nur aus Gelatine und Wasser hergestellt ist, so wird sich natürlich kein Wachstum zeigen. Bringt man nun aber einen Tropfen einer geeigneten Nährlösung auf eine Stelle der Platte, so werden sich bald im Diffusionsbereich dieses Tropfens, aber nur in diesem, Kolonien zeigen. Man spricht dann von „Bakterienauxanogrammen". Von negativen Bakterienauxanogrammen hätte man zu reden, wenn man auf Nährgelatine Giftstoffe in Tropfenform aufbringt, in deren Nähe dann das Wachstum unterbleiben würde. So kann man sich über Nährwert wie über Hemmungswert von Lösungen unterrichten.

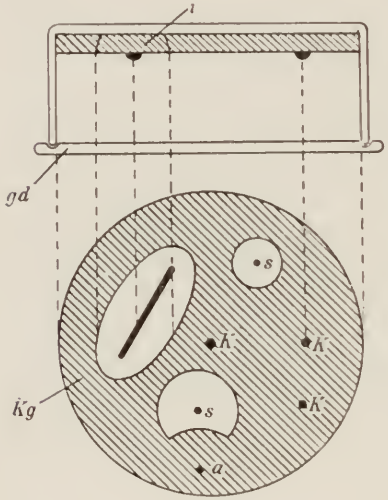


Abb. 19

Nachweis säurebildender Bakterien.

kg Nährgallerte, die in d. Kreide suspendiert ist u. die sich am Boden einer Glasdose *gd* befindet. *i* Impfstrich, von einem Diffusionsfeld umgeben. *s* Kolonie eines Säurebildners. *a* Kolonie eines Alkalibildners. *k* Kolonien von Bakterien, die die Reaktion des Nährbodens nicht verändern.

Nach Beijerinck aus Küster, E., Kultur der Mikroorganismen.

Aus dem, was oben gesagt wurde, geht hervor, daß sich Bakterien in solchen Kolonien fast nie unter ganz natürlichen Bedingungen befinden, ganz abgesehen von der künstlichen Nahrungszufuhr. Zwar bilden ja viele auch, wie wir früher sahen, aus eigenem Antrieb Kolonien, andere werden aber nur durch die gallertigen Böden gewissermaßen dazu gezwungen und würden sich unter natürlichen Bedingungen voneinander trennen. So z. B. viele bewegliche Arten, — wir müssen noch nachtragen, daß man diese nicht minder wie unbewegliche in Form von Kolonien auf Agar oder Gelatine züchten kann. Wollen wir nun aber Bakterienkolonien auch unter etwas natürlicheren Bedingungen beobachten, so gelingt das unschwer. Wenn wir z. B. Mist, etwa vom Pferd, unter Glasgloken aufbewahren, so zeigen sich bald neben Pilzen auch kleine weiße Pünktchen auf der Oberfläche der Roßäpfel, das sind Kolonien von Bakterien, die aus dem Darmtraktus oder von der Nahrung der Tiere herstammen. Noch schöner erhalten wir solche Kolonien, wenn wir Kartoffeln, Rüben oder andere nährstoffreiche Pflanzenteile in Scheiben schneiden und an feuchter Luft oder auch im feuchten luftleeren Raum stehen lassen. An bestimmten Stellen werden dann aus dem Ackerboden stammende Bakterienkeime, z. B. Sporen anhaften, andere werden aus der Luft herabfallen und sich zu Kolonien entwickeln

die wir dann in Form schleimiger Tropfen, weißlicher Flecken usw. beobachten können. Wenn's Glück uns günstig ist, können wir auf diese Weise wohl ohne weiteres Zutun Einzellkolonien erhalten, ob aber die Kolonie wirklich eine solche ist, wird stets ungewiß bleiben, und wir werden von den Bakterien, die wir so einfangen, immer erst sichere Reinkulturen züchten müssen, wenn anders es uns auf solche ankommt.

Auf ein eigenartiges Vorkommen von Bakterienkolonien im Haushalt des Menschen sei an dieser Stelle kurz hingewiesen. Frische Schnittflächen von Emmenthaler Käse sind gelegentlich mit grauen, schwarzen, braunen oder roten Flecken übersät, die einen Durchmesser von $1^1/_2$ mm besitzen können und sich bei mikroskopischer Untersuchung als Bakterienkolonien entpuppen.[1]) Gleiche Beobachtungen hat man an bestimmten Käsen aus Yorkshire gemacht.[2])

Außer den Plattenkulturen kennt man auch Stich- oder Strichkulturen als besondere Formen der Reinkultur. Bei diesen befindet sich, der allgemeinen Übung gemäß, der Gallertnährboden in sterilen, mit Wattepfropfen verschlossenen Reagensröhrchen; bequemer sind, wenn es nicht auf äußerste Ausnutzung des Platzes ankommt, kleine Kölbchen mit flachem Boden, die ohne Gestell auf dem Arbeitstisch oder im Kulturschrank stehen können.

Behufs Herstellung von Stichkulturen läßt man die Gallerte mit horizontaler, bei Herstellung von Strichkulturen mit schräger Oberfläche erstarren, und impft nun von einer Einzellkolonie, z. B. Kolonie auf einer Platte, in diese Röhrchen ein. Die Stich- oder Strichkultur dient also nicht zur Herstellung von Reinkulturen, sondern zur Zucht und Aufbewahrung schon rein gezüchteter Arten. Bei Stichkulturen (Abb. 20a) impft man derart, daß man durch einen oder mehrere Stiche die Bakterien in den Nährboden überträgt. Luftscheue Arten wird man durch den Stich recht tief nach unten in die Gallerte zu befördern suchen. Bei Strichkulturen (Abb. 20c, d) streicht man vermittels der Platinnadel das Bakterienmaterial auf der Gallertoberfläche aus. Zur längeren Aufbewahrung, Versendung usw. sind diese kompendiösen Kulturen beliebt und unterliegen auch nicht so leicht der Infektionsgefahr als etwa Platten. Falls man den Wattepfropfen vor dem Einsetzen in steriles, verflüssigtes Paraffin taucht und dann schnell in den Hals des Röhrchens eindreht, findet auch bei langdauerndem Aufbewahren kein Eintrocknen der Gallerte statt, was infolge der dadurch bedingten Konzentrierung des Nährbodens die Kul-

1) Thöni, J. u. Allemann O., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 8.
2) Hus. H., ebenda, S. 401.

turen schädigen könnte. Nach leichtem Erwärmen des Röhrchenhalses sind die Kulturen im Bedarfsfall ohne Schwierigkeiten zu öffnen.[1])

Gilt es, den Sauerstoff der Luft abzuschließen, so kann man z. B. über den nicht paraffinierten Wattepfropfen noch einen anderen mit alkalischer Pyrogallussäurelösung getränkten Wattepfropfen schie-

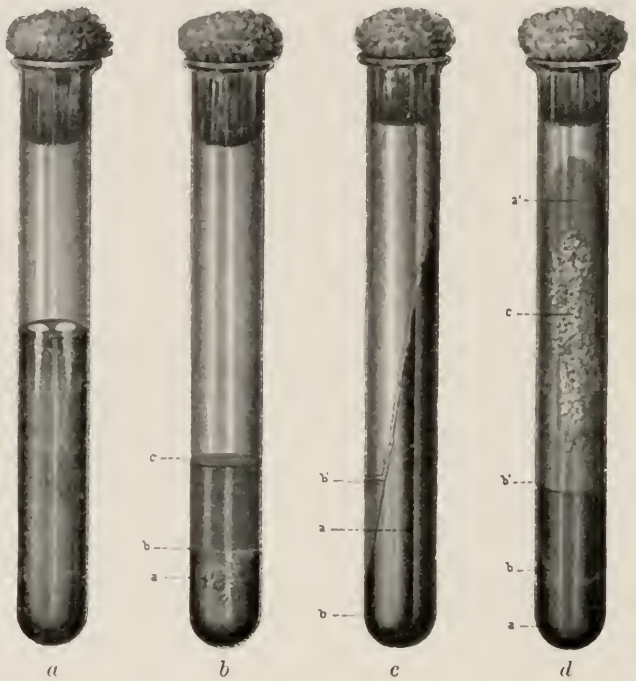


Abb. 20.

a: Stichkultur von Pneumoniekokken in Gelatine.

b: Stichkultur eines Fäulnisbakteriums.

„Im Impfstich hat sich eine moosartige, verzweigte Zoogloea, *a*, ausgebildet. Die Verflüssigung schreitet schichtweise vor unter Trübung der verflüssigten Gelatine. An der Grenze zwischen fester und flüssiger Gelatine findet sich bei *b* eine Schicht von Bakterien, während sich an der Oberfläche, bei *c*, eine feine Decke von Bakterien bildet."

c u. *d*: Strichkulturen von Tuberkelbakterien auf erstarrtem Blutserum.

Aus F. Hueppe, Methoden der Bakterienforschung. Wiesbaden 1891.

ben, um dann das Röhrchen mit dicht schließendem Gummistopfen zuzustöpseln. Die genannte Lösung absorbiert bald allen Sauerstoff bis auf die letzten Spuren. Auch kann man die Luft aus einem solchen

1) Müller, Reiner, Med. Ges., Kiel 1909.

Röhrchen auspumpen oder durch Wasserstoff- oder Stickstoffdurchleitung verdrängen und das Röhrchen dann verschließen, z. B. zuschmelzen.

Auch bei Stich- oder Strichkulturen wird man schon aus der Wachstumsform allerlei Schlüsse auf die Bakterienart und ihre Ansprüche ziehen können. In Stichkulturen wachsen luftfliehende Arten tief unten im Stich, wenn die Luft von oben zutritt (Abb. 21 c). Luftliebende Arten werden vorwiegend oben wachsen (Abb. 21 a, b), solche endlich, die unabhängig vom Maße des Luftzutritts sind, werden am ganzen Strich entlang gedeihen (Abb. 31 d). Man wird ferner, ebenso wie bei Plattenkulturen, darauf achten, ob wurzelähnliche Ausläufer o. ä. in die Gelatine

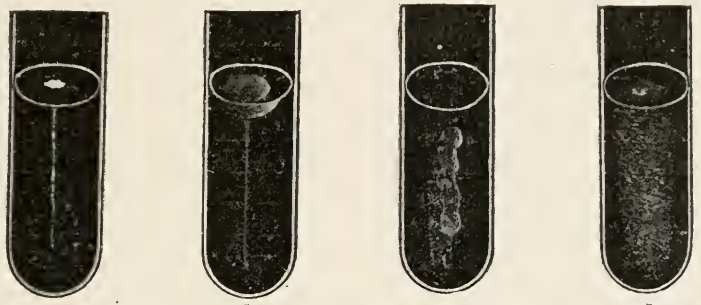


Abb. 21.

Gelatine-Stichkulturen.

(Nur die unteren Hälften der Kulturröhrchen, die oben mit Watte verschlossen zu denken sind, sind gezeichnet. Gelatine schwarz, Vegetationen weiß gehalten.)

a Stichkultur einer nicht verflüssigenden Form (z. B. *Micrococcus candicans*). *b* Stichkultur einer schalenförmig verflüssigenden Art (z. B. *Micrococcus flavus*). *c* Verflüssigung durch eine luftscheue Art (*B. tetani*). *d* Stichkanal mit sehr feinen verfilzten Ästchen. Oben am Stiche geringe Verflüssigung.

Aus Lehmann u. Neumann, Atlas u. Grundriß d. Bakteriologie. München 1907.

entsendet werden, ob die Gelatine verflüssigt wird oder nicht, ob sich, falls es der Fall ist, ein flacher oder tiefer Verflüssigungsnapf bildet usw. Natürlich wird man hierbei auch die Qualität der Nährböden und die Kulturbedingungen aufs sorgfältigste mit berücksichtigen müssen. — Man vergleiche zu dem eben Gesagten die Abb. 20 und 21, a—d.

Ehe wir die Besprechung der bakteriologischen Reinzuchtmethodik verlassen, wollen wir noch kurz auf einen Kunstgriff hinweisen, der oft geradezu unentbehrlich ist und den man als *„Anreicherung“* bezeichnet.

Oben wurde schon der großen Schwierigkeit gedacht, aus einem sehr heterogenen Gemisch von Mikroorganismen, wie es häufig vorliegt, ganz bestimmte Formen zu isolieren, zumal wenn diese an Individuen-

zahl gegen andere, vielleicht kräftiger wachsende zurücktreten. Die sog. Anreicherung besteht nun darin, daß man, bevor zur Reinzucht geschritten wird, durch geeignete Maßnahmen zu erreichen trachtet, daß die gewünschten Bakterien die an Individuenzahl vorherrschenden werden, und so zunächst eine Kultur erzielt, die man wohl auch als *„Rohkultur"* der betr. Art bezeichnet. Planvolles Daraufhinarbeiten ist natürlich nur dann möglich, wenn man bestimmte Eigenarten oder Lebensansprüche der gewünschten Art kennt und auf Grund dieser Kenntnis das Ausgangsmaterial in solche Bedingungen bringt, daß die gewünschte Art gefördert wird, andere zurücktreten. Kennt man aber solche Bedingungen nicht, so ist man auf Probieren angewiesen, was sich oft recht langwierig gestaltet.

Einige Beispiele für solche Anreicherung mögen folgen: Gesetzt, es käme auf die Reinzucht sporenbildender Bakterien aus einem Heuinfus an. Wir würden denselben so lange kochen, bis alles, was nicht Bakterienspore heißt, abgetötet ist, und dann aus dem Gemisch von Sporenbildnern, die sich nunmehr entwickeln, die gewünschte Form nach einer der oben beschriebenen Methoden isolieren. Solche der Anreicherung folgende Reinzucht ist natürlich ganz unerläßlich, wenn man weiterhin mit reinen Linien arbeiten will. Hätten wir nur kurz aufgekocht, so wären sicher die Sporen recht vieler Bakterienarten, die im Heu leben, erhalten und keimfähig geblieben; aber selbst, wenn man eine Stunde und länger gekocht hat, kann man nie wissen, ob nicht noch eine ganze Zahl von zu verschiedenen Arten gehörigen Sporen am Leben bleiben. Früher nannte man alle Bakterien, die nach einstündigem Kochen des Infuses sich noch entwickelten, den „Heubazillus", *Bac. subtilis*, und tatsächlich wird man auf solche Weise häufig die Reinkultur, wenn auch nie eine reine Linie desselben erhalten können. Doch kann man dessen nie sicher sein, daß man wirklich nur Vertreter einer und derselben Art auf diese Weise erhält, und es ist tatsächlich gelungen, den *Bac. subtilis* früherer Autoren in Arten zu zergliedern, die man bei Berücksichtigung aller Merkmale unterscheiden kann.

Ebenso würde man, wenn es darauf ankäme, die an Rüben, Kartoffeln usw. sitzenden Sporenbildner zu isolieren, die betr. Pflanzenteile in Scheiben schneiden, dann erst einen Augenblick in kochendes Wasser tauchen und sodann auf Glasbänkchen unter Glocken legen, die man vorher mit Sublimat ausgewaschen hat und mit ebensolcher Giftlösung nach außen abschließt, indem man sie in einen mit Sublimatlösung gefüllten Teller stellt, um alle Infektion von außen zu vermeiden. Entwickeln würden sich dann nur Kolonien solcher Arten, die als Sporen die Siedehitze aushalten, und es ist auf solche Weise gelungen, eine

ganze Zahl von sporenbildenden Bodenbakterien zu isolieren, die heutigen Tages zu den am besten durchgearbeiteten Spaltpilzen zu rechnen sind.

Um auch noch ein etwas komplizierteres Beispiel für Anreicherung zu nennen, sei auf die Zucht gewisser gallertbildender Bakterien aus dem Ackerboden hingewiesen, die z. B. in Rübenfeldern häufig sind und infolge ihrer Gallertbildung auch als Schädlinge in Zuckerfabriken auftreten können.[1]) Es hat sich gezeigt, daß diese Arten bei hoher Temperatur gut gedeihen, und man wird also Nährlösungen, die man mit Bodenproben beimpft, bei 40—50° aufstellen, um zunächst einmal die bei niedrigerer Temperatur gedeihenden Arten auszuschließen. Vorher aber würde man die Lösung aufkochen, denn es handelt sich auch in diesem Fall um Sporenbildner. So erhält man denn eine an solchen Gallertbildnern angereicherte Rohkultur, aus der man dann weiterhin echte Reinkulturen sich verschafft. Sollte das auf irgendwelche Schwierigkeiten stoßen, so würde man sich die weitere Erfahrung zunutze machen, daß die fraglichen Arten durch starke Gaben von Chlorcalcium im Gegensatz zu anderen gefördert werden, also dies Salz zur Nährlösung zusetzen und somit durch Kombination dieses Salzzusatzes mit erhöhter Temperatur zum Ziele gelangen.

Statt von Anreicherungskulturen zu reden, spricht man wohl auch von *„elektiven Kulturen“*, *„elektiven Nährlösungen“*, in denen sich die Rohkulturen der betr. Arten entwickeln und mit deren Zwischenschaltung man zu Reinzuchten gelangt.

Wir könnten noch schier beliebig viele derartige Anreicherungsverfahren schildern, wollen uns aber hier auf den Hinweis beschränken, daß Technik wie Medizin auch vielfach mit derartigen Anreicherungen arbeiten. So gilt es z. B. in der Brennerei die Maischen zu säuern, dadurch daß man in ihnen die Entwicklung milchsäurebildender Bakterien fördert, um durch deren Tätigkeit die Entwicklung der schädlichen Buttersäurebakterien, die dem Ausgangsmaterial gleichfalls anhaften, zu unterdrücken. Man gestaltet nun die Bedingungen für die Milchsäurebakterien in der Weise elektiv, daß man die Temperatur der Maische so weit erhöht, daß Milchsäurebakterien sich gut entwickeln, während die Buttersäurebildner bei derartig hoher Temperatur nicht aufkommen. Die Milchsäurebakterien, um die es sich handelt, wachsen am besten bei 46 bis 47 Grad; läßt man die Temperatur der Maische noch etwas höher steigen, so erzielt man eine für den Zweck hinreichende Säuerung,

1) Maaßen, A., Arb. a. d. biol. Abt. f. Land- u. Forstwirtschaft am K. Ges.-Amt, 1905, Bd. 5, S. 1.

während die genannten Schädlinge dann nicht zur Geltung kommen. Solche und ähnliche Verfahren spielen in der Praxis der Brennerei und des Gärungsgewerbes, eine gewaltige Rolle; man spricht in diesen Fällen, bei denen die gewünschte „Kulturbakterie" natürlich nicht in Reinkultur, sondern nur in Rohkultur arbeitet und in dieser vor anderen Formen vorherrscht, wohl auch von „natürlicher Reinzucht".[1])

Auch die Fälle, in welchen der Mediziner mit Anreicherungsverfahren arbeitet, sind zahlreich wie der Sand am Meer. Falls z. B. im Stuhl Krankheitserreger vorhanden sind, gelingt es, diese durch Verwendung geeigneter Nährböden zu üppigem Wachstum zu bringen und so nachzuweisen, während sie bei Verwendung anderer Nährsubstrate von gewöhnlichen Kotbakterien überwuchert werden und sich dem Nachweis entziehen. Es ist hier nicht unsere Aufgabe, diese Frage näher zu beleuchten. Um nur ein Beispiel zu nennen, das neuerdings in der medizinischen Literatur häufig diskutiert wird[2]), erwähnen wir, daß Agarnährböden, die mit alkalischem Blut in geeigneter Menge versetzt werden, für den Choleraerreger im höchsten Maaße elektiv sind; auf solchen wird er nie von *Bact. coli*, jenem stets vorhandenen, mehr oder minder harmlosen Darmbewohner, unterdrückt.

Darauf, daß man durch andere elektive Zuchtmethoden dem Typhuserreger u. v. a. m. das Übergewicht über andere Kotbakterien verschaffen kann, sei hier nur kurz hingewiesen.

Wie oben schon gesagt wurde, ist es bis jetzt noch nicht gelungen, alle Bakterien, die man beobachtet hat, in Reinzucht zu gewinnen, teilweise darum, weil sie nicht auf Gallertböden wachsen, teilweise auch darum, weil ihre Lebensansprüche sonst sehr eigenartig und noch unbekannt sind. Hierbei handelt es sich, wie oben schon erwähnt, zum Teil um sehr wichtige, interessante Formen, deren genaue und erschöpfende Kenntnis die Wissenschaft zweifellos noch in mannigfacher Weise zu fördern berufen sein wird. Es wäre nun, angesichts dieser Sachlage geradezu töricht, wenn man auf das Studium solcher Formen ganz verzichten wollte, bis der Zufall einmal zu Reinkulturen verhilft. Im Gegenteil wird man auch ohne solche möglichst tief in die Geheimnisse des Körperbaus und der Lebenstätigkeit der betr. Formen einzudringen suchen, um so Vorarbeiten für die Reinkultur zu liefern, die dann später ganz genauen Einblick in Morphologie und Physiologie der Art verschaffen wird. — Wir werden noch hören, daß die botanische Bakteriologie sich dessen rühmen darf, daß sie auch ohne Verwendung von Reinkulturen viele sehr wertvolle Arbeiten hervorgebracht hat.

1) Hans Delbrück. 2) Dieudonné, A., B. C. I, Or. 1909, Bd. 50, S. 107 und zahlreiche Mitteilungen in den folgenden Bänden.

Durch die etwas einseitige Wertschätzung[1]) der allerdings unentbehrlichen Reinkultur ist die Bakteriologie heutigen Tages in der Lage, sich zwar sehr genau über Wachstum und andere Lebensäußerungen vieler Bakterien auslassen zu können, solange dieselben unbehelligt von Konkurrenten und nicht unterstützt von Symbionten in den reichlich unnatürlichen Bedingungen der Reinzucht gehalten werden; aber nur recht wenig zu wissen über die Lebensführung und die Bedeutung draußen in der Natur. Diese Unkenntnis wird man im Laufe unserer Darstellung noch vielfach bemerken. Erst ganz allmählich beginnt sich hier ein Wandel bemerklich zu machen.

Im allgemeinen wird sich also nach allem, was wir gehört haben, das Studium der Bakterien etwa folgendermaßen gestalten: Man wird sie zuerst am möglichst natürlichen Standort, untermischt mit anderen Lebewesen, beobachten, um ihre Eigenart tunlichst genau zu erfassen; dann wird man sie, falls es gelingt, in Reinkultur züchten und allseitig zu untersuchen trachten. Hierauf wird man wieder zum natürlichen Standort zurückkehren und die Art dort gemeinsam mit anderen Mikroben und auch größeren Wesen, mit denen sie teilweise im freundschaftlichen Zusammensein, teilweise im erbitterten Konkurrenzkampf lebt, beobachten und auf diese Weise einen genauen Einblick in die Lebensführung zu erhalten, sich ein zutreffendes Urteil über ihre Rolle im Haushalt der Natur zu bilden suchen.

1) Vgl. Jahn, E., Naturw. Rdsch. 1909, Bd. 24, S. 164.

Kapitel III.

Morphologie der Bakterienzelle, I. Zellsaft, Zellwand, Protoplasma.

Wir nehmen nun an, daß wir über einen hinreichend großen Vorrat von Reinkulturen verfügen, um dieselben einer genauen mikroskopischen Betrachtung unterwerfen und uns so über die Einzelheiten des Baus der Bakterienzelle unterrichten zu können. Wir müssen bei dieser Gelegenheit natürlich eine ganze Anzahl verschiedener Formen vergleichen, um zu erkennen, was allen Spaltpilzen gemeinsam ist, inwiefern sie untereinander verschieden sind, und wodurch sie sich endlich in ihrer Gesamtheit von anderen Lebewesen unterscheiden lassen. Soweit uns Reinkulturen fehlen, wollen wir, um uns einen tunlichst vollständigen Überblick zu ermöglichen, auch Mischkulturen zu Rate ziehen und wollen, wenn wir in Gedanken diese Untersuchungen ausgeführt haben, das Fazit aus unseren Beobachtungen des Baus der Bakterienzelle ziehen.

Die erste und wichtigste Frage wird dabei offenbar lauten: Ist die Bakterienzelle prinzipiell ebenso gebaut wie die größere Zelle der hoch organisierten Pflanzen, oder sind tiefgreifende Unterschiede vorhanden?[1]) Wir beobachten behufs Beantwortung dieser Frage irgendeine recht große, typische Bakterienform, z. B. einen stäbchenförmigen Spaltpilz oder auch das früher schon genannte *Spirillum volutans*, welches in einem Tropfen einer günstigen Nährlösung liegen möge, — so sind wir sicher, keine krankhaft veränderten, sondern lebensfrische Formen zu studieren.

Mit den besten Linsen, die es gibt, und bei sorgfältiger Regulierung der Beleuchtung würden wir nun[2]) (vgl. dazu Abb. 22a u. b) zunächst die Zellwand oder Zellhaut als ziemlich scharfe Linie das Protoplasma umgeben sehen. Ihr von innen aufgelagert zeigt sich das Protoplasma, das somit die Zellhaut von innen auskleidet, und im Inneren des Proto-

1) Alfred Fischer.

2) Migula, W., Arb. d. bakt. Inst. d. techn. Hochsch., Karlsruhe 1894, Bd. 1, S. 139.

plasmas würden wir einen Raum erkennen, der, wie sein schwächeres Lichtbrechungsvermögen zeigt, von einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt ist, und den wir schon unter dem Namen Zellsaftraum oder Vakuole der Zelle kennen gelernt haben. Dieser Raum ist wohl auch durch einige zarte Protoplasmalamellen, die ihn durchsetzen, in mehrere kleinere geteilt. In anderen Fällen, so wenn die Zellen jugendlichen Kulturen entstammen, in denen sehr lebhaftes Wachstum stattfindet, ist wohl auch das Protoplasma so mächtig entwickelt, daß es fast die ganze Zelle ausfüllt, somit von einem großen Zellsaftraum nichts zu sehen ist. Höchstens würde dann Platz für einige kleine Vakuolen bleiben. Vergleichen wir nun damit den Anblick, den die Zelle einer höheren Pflanze, einer Alge oder eines höheren Pilzes uns bietet, so zeigt sich im wesentlichen derselbe Bau; denn sehen wir von allen Einschlüssen des Protoplasmas, auf die später noch zu achten sein wird, vorläufig ab, so können wir auch hier Protoplasma, Zellhaut und Zellsaft unterscheiden, wenngleich in verschiedenen Zellen recht verschieden mächtig ausgebildet.

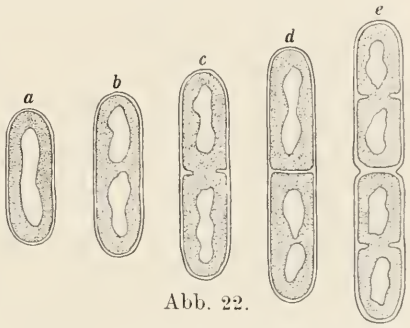


Abb. 22.

Schema des Längenwachstums und der Querteilung eines Stäbchens.
Zellhaut und Zellsaft weiß gehalten, Protoplasma gekörnelt.

Doch gehen wir weiter! Es gilt jetzt vor allem die Existenz einer echten Zellhaut ganz sicher nachzuweisen; was wir ohne weitere Schwierigkeiten als distinkte Außenbegrenzung der Zelle beobachtet haben, könnte ja auch eine verdichtete Außenlage des Protoplasmas sein, wie wir sie z. B. schon bei den Flagellaten und anderen einzelligen Organismen unter dem Namen Pellicula kennen gelernt haben. Das wird sich in manchen Fällen durch ein recht drastisches Vorgehen ermöglichen lassen. Wir haben, wie hier nachgetragen sei, den normalen Bau der Bakterienzelle, wie wir ihn eben schilderten, erkannt an Zellen, von welchen wir sorgfältig jeden Druck, den etwa das Deckgläschen unseres Präparates ausüben könnte, ferngehalten haben, vielleicht dadurch, daß wir zwei sehr dünne Glasfädchen zwischen Objektträger und Deckglas gelegt haben, die dicker als die Bakterienzelle sind und so den Druck des Deckglases tragen.[1]) Nun entfernen wir dieselben und üben außerdem noch künstlich einen Druck auf die

1) Meyer, A., Ber. d. d. bot. Ges. 1906, Bd. 24, S. 208.

Bakterienzelle aus, indem wir mit einer Nadel oben aufs Deckglas drücken; so zerquetschen wir die Zelle, die Haut wird an einer Stelle platzen, und das absterbende Protoplasma wird austreten: die entleerte Haut ist nun leicht sichtbar. Auch beim Durchmustern sehr alter Kulturen finden sich nicht eben selten leere Zellhäute, das Protoplasma, das in ihrem Inneren lebte, ist abgestorben, zersetzt, verschwunden. Aber auch auf andere Weise können wir uns von dem Vorhandensein einer Zellhaut überzeugen: Die Pflanzenphysiologie lehrt uns, daß in der normalen, hoch organisierten Pflanzenzelle Protoplasma und Zellhaut nicht etwa fest miteinander verwachsen sind, daß man vielmehr durch geeignete Mittel leicht das Protoplasma zur Kontraktion bringen kann, wobei es sich von der Zellhaut abhebt, diese derart deutlich in die Erscheinung treten lassend. Bei unseren Bakterienzellen werden wir solche Kontraktion des Protoplasmas manchmal, wenngleich nicht immer, durch Zusatz von starkem Alkohol oder anderen wasserentziehenden Mitteln erreichen können, unter dessen Einfluß sich das Protoplasma mit dem Zellsaft weit stärker kontrahiert als die Zellhaut. Das empfiehlt sich z. B. dann, wenn man zu Fäden aneinandergereihte Bakterien vor sich hat und die Zellgrenzen im Faden wegen zu geringer Dicke der Querwände nicht ohne weiteres erkennen kann.[1]) Auch durch Jodlösungen erreicht man meistens dasselbe; und durch solche Mittel werden wir vielfach auch an sehr kleinen Bakterien, die begreiflicherweise für derartige Untersuchungen sehr wenig geeignet sind, Protoplasma und Zellwand als distinkte Gebilde darstellen können. Das Jod tötet natürlich das Protoplasma, bringt die Eiweißkörper, die an seinem Aufbau sich wesentlich beteiligen, zur Gerinnung und färbt dieselben gelblich; so wird das Protoplasma „fixiert" und in jeder Beziehung deutlicher.

Wir können nun aber auch, ohne die Zelle zu töten, nachweisen, daß das Protoplasma nicht mit der Zellhaut verwachsen ist, sondern nur von innen fest an dieselbe angepreßt ist, und vermögen uns auch Rechenschaft darüber zu geben, welche Kraft es ist, die das bewirkt. Doch müssen wir zu diesem Behuf etwas ausholen: Im Zellsaft höherer Pflanzen, — und anders wird es auch bei Bakterien nicht sein —, kann man stets alle möglichen wasserlöslichen Stoffe nachweisen, Salze, Zuckerarten, andere organische Stoffe, die zum Teil als Reservematerial gespeichert, nach Bedarf verbraucht und durch andere ersetzt werden. Der Zellsaft ist nicht nur konzentrierter als die Außenlösung, in der die

1) Koch, A. Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 277. Vahle, C., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 178.

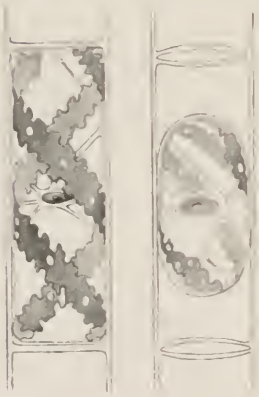
Bakterienzelle lebt, sondern auch in qualitativer Beziehung anders zusammengesetzt, und das ist so zu erklären, daß das lebende Protoplasma die Fähigkeit besitzt, zu verhindern, daß die Stoffe des Zellsaftes, einfachen, physikalischen Diffusionsgesetzen folgend, von innen nach außen, und umgekehrt die Stoffe der Außenlösung von außen nach innen treten; es hält vielmehr die Stoffe des Zellsaftes im Inneren zurück, läßt sie nur „nach Bedarf" austreten, wie es ja auch von den von außen dargebotenen Stoffen die einen aufnimmt, die anderen verschmäht.

Es kann also die Durchlässigkeit des Protoplasmas mit den obwaltenden Bedingungen wechseln, und diese Fähigkeit, die Durchlässigkeit je nach Bedarf zu regulieren, kann geradezu als Charakteristikum der lebenden Zelle betrachtet werden. Sie erlischt mit dem Tod. Im Gegensatz zum Protoplasma ist die Zellhaut eine tote Hülle, der diese regulatorische Befähigung schon während des Lebens der Zelle abgeht.

Somit hält das Protoplasma die im Zellsaft gelösten Stoffe, soweit nicht der Stoffwechsel das Gegenteil erheischt, im Innern fest. Dabei dürfen wir aber nicht vergessen, daß es, wenigstens solange es lebenstätig ist, jederzeit von Wasser durchtränkt ist, was zur Folge hat, daß Wasser jederzeit durch dasselbe passieren kann. Wir können es somit vergleichen mit jenen sog. „halbdurchlässigen", semipermeablen Membranen, die der Chemiker herstellen kann und die deshalb so genannt werden, weil sie von einer Lösung nur die eine Hälfte, das Lösungsmittel, z. B. Wasser, nicht aber die andere Hälfte, d. h. die gelösten Stoffe, passieren läßt. Im Gegensatz dazu ist die tote Zellhaut ganz durchlässig; sie läßt sowohl Wasser als auch die darin gelösten Stoffe hindurchtreten, — wir haben hier nur echte Lösungen „kristalloider" Stoffe (Salze, Zucker u. a.) vor Augen, nicht der sog. „Kolloide", die auch tote Membranen nicht oder nur langsam passieren, deren Durchtritt also auch die Zellhaut erheblichen Widerstand entgegensetzen kann. Die kleinsten Teilchen der im Zellsaft gelösten Stoffe können wir nun, um ein anschauliches Bild zu haben, im Kontakt mit halbdurchlässigen Membranen vergleichen mit kleinen Pumpen, die mit Gewalt Wasser an sich, d. h. ins Zellinnere ziehen, und zwar jedes dieser kleinsten gelösten Teilchen mit gleicher Kraft, und da, wie wir hörten, im Zellinneren unter normalen Bedingungen immer eine größere Zahl solcher kleiner Teilchen sind als im selben Volumen der Außenflüssigkeit, so wird die Kraft, mit der Wasser ins Innere gesaugt wird, größer sein als die gegenläufige Kraft, die Wasser nach außen treten läßt. In Wirklichkeit handelt es sich allerdings nicht um Pumpwirkung, sondern darum, daß die Stoffe des Zellsaftes, um sich, den Diffusionsgesetzen folgend, gleichmäßig

zu verteilen, nach außen streben,[1]) — woran das Protoplasma sie hindert, und daß das Wasser, den gleichen Gesetzen folgend, nach innen strebt, da es draußen konzentrierter als im Zellsaft ist und diesem Bestreben nachkommen kann, da es vom Protoplasma durchgelassen wird. So sind die Bedingungen gegeben für eine sog. osmotische Saugung von Wasser ins Zellinnere. Der an Volumen zunehmende Zellsaft übt einen Druck auf das Protoplasma, das ihn rings umgibt, aus, einen sog. „osmotischen Druck", unter dessen Einfluß sich das Protoplasma auszudehnen sucht. Diesem Ausdehnungsbestreben kann es nun natürlich nur dann Folge leisten, wenn die Zellhaut es erlaubt, m. a. W., es wird sich soweit ausdehnen, bis die elastische Spannung der Zellhaut dem Binnendruck das Gleichgewicht hält. Somit stellt die lebende Zelle ein elastisch gespanntes System vor, oberflächlich vergleichbar einem Gummischlauch, in den man Wasser hineingepreßt hat und den man dann zubindet. Lebende, straffe Zellen nennt man turgeszent, sie besitzen „Turgor". Dieser aber geht verloren mit dem Tod, weil dann das Protoplasma die Befähigung zum Zurückhalten der Turgor bewirkenden Stoffe einbüßt und diese nach außen treten läßt, bis Diffusionsgleichgewicht erreicht ist.

Nun kann man aber die Zelle auch in anderer Weise als durch Abtöten ihrer Turgeszenz berauben, indem man sie nämlich aus dem Wasser oder der verdünnten Nährlösung, in der sie liegt, in Salz- oder andere Lösungen überträgt, die stärker konzentriert sind als ihr Zellsaft. Alsbald werden diese Lösungen, vorausgesetzt, daß das Protoplasma den in ihnen gelösten Teilchen den Eintritt ebenso verwehrt wie den Stoffen im Zellsaft den Austritt, mit stärkerer Kraft als der Zellsaft Wasser an sich ziehen, d. h. dem Zellsaft wird Wasser entzogen und er wird an Volumen abnehmen; indem das ihn umgebende Protoplasma ihm folgt, verkleinert es sich ebenfalls, löst sich von der Innenfläche der Zellhaut los und liegt bald als kleines ovales Gebilde im Innern der Zellhaut (Abb. 23). Der Raum zwischen dieser und dem Protoplasma wird von der Außenlösung eingenommen, die ungehindert die Zellhaut passiert, denn wie wir sahen, ist diese nicht halb- sondern ganzdurchlässig; sowohl Lösungsmittel, d. h.



a *b*

Abb. 23.
Algenzelle (*Spirogyra*).
a in Wasser, *b* in 5prozentiger Kochsalzlösung liegend.
(Vergr. ca. 100.)
Teilweise n. A. Fischer.

1) Steinbrinck, C., Flora 1904, Bd. 93, S. 127.

Wasser, wie gelöste Stoffe treten durch sie hindurch, die Schnelligkeit des Durchtritts wird höchstens etwas von ihr verzögert. Das Gleichgewicht ist erreicht, und die Verkleinerung des Protoplasma- und Zellsaftvolumens hört auf, sobald der Zellsaft etwa dieselbe Konzentration kleinster gelöster Teilchen, damit auch dieselbe Wasseranziehungskraft erreicht wie die Außenflüssigkeit. Man nennt diese Erscheinung, weil bei ihr das Protoplasma sich von der Haut löst, auch die *Plasmolyse* der Zelle. Die Zelle braucht, wenn keine giftigen Lösungen verwendet werden, bei der Plasmolyse nicht abzusterben, vielmehr geht die Plasmolyse zurück, und die Zelle erhält ihre Turgeszenz wieder, wenn man sie rechtzeitig in Wasser zurückbringt oder in Lösungen, die minder konzentriert als der Zellsaft sind.

Abb. 24.

a Bac. butyricus, plasmolysiert mit 5% Kochsalz. *b Bact. typhi*, plasmolysiert mit 2% Kochsalz. *c Vibrio cholerae*, plasmolysiert mit 5% Kochsalz; Durchschnürung des Inhalts in zwei getrennte Kugeln, die teilweise noch durch eine dünne Protoplasmabrücke verbunden sind. Nach A. Fischer. Alle Figuren stark vergrößert. Die Bilder der Bakterien sind nach gefärbten Präparaten gezeichnet.

Wozu nun diese ganzen Ausführungen? Man hat die Plasmolyse zuerst an Zellen höherer Pflanzen studiert und in der heute allgemein als richtig anerkannten Weise gedeutet, die auch wir hier wiedergegeben haben. Aber auch an der Zelle hierfür geeigneter Bakterienarten hat man[1]) bei richtiger Versuchsanstellung Plasmolyse und Wiederausgleich derselben nachweisen können und so den Beweis dafür geführt, daß die Bakterienzelle ein in physikalischer Beziehung den Zellen höherer Pflanzen vergleichbares, turgeszentes System darstellt. Wie die Abb. 24, auf welchen einige Bakterienarten im plasmolysierten Zustand abgebildet sind, zeigen, kann bei der Plasmolyse das Protoplasma auch in mehrere getrennt innerhalb der Zellhaut liegende Portionen zerfallen, die unter Umständen durch dünne Protoplasmafäden miteinander in Verbindung bleiben.

1) Fischer, Alfred, Sächs. Ges. d Wiss., math.-phys. Kl. 2. März 1891, u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 27, S. 1.

Es wird uns nunmehr auch erst wirklich einleuchten können, warum wir mit Recht aus der starren Gestalt der Bakterienzelle auf den Besitz einer Zellhaut schlossen: Obwohl diese selbst dünn und schlaff ist und obwohl das fast flüssige Protoplasma keine andere Eigengestalt besitzt als Flüssigkeitstropfen, so kommt eben doch durch die Spannung, die Turgeszenz, eine durch die Form der Zellhaut bedingte, für die Art charakteristische fest bestimmte Gestalt zuwege. Statt fest bestimmt sagen wir allerdings besser: ziemlich fest bestimmt, denn es ist klar, daß wegen der Elastizität der Zellhaut ein und dieselbe Zelle je nach der Höhe des osmotischen Drucks, der in ihr herrscht und der mit der Lebenslage wechseln kann, zeitweilig etwas kürzer, länger, dünner, dicker sein kann als gewöhnlich. Auch leuchtet es ein, daß die Zelle, ebenso wie ein gespannter Gummischlauch, durch mechanische Insulte etwas deformiert werden kann, ohne zugrunde zu gehen. Von einer amöboiden Beweglichkeit kann aber wegen des turgeszenten Zustandes keine Rede sein.

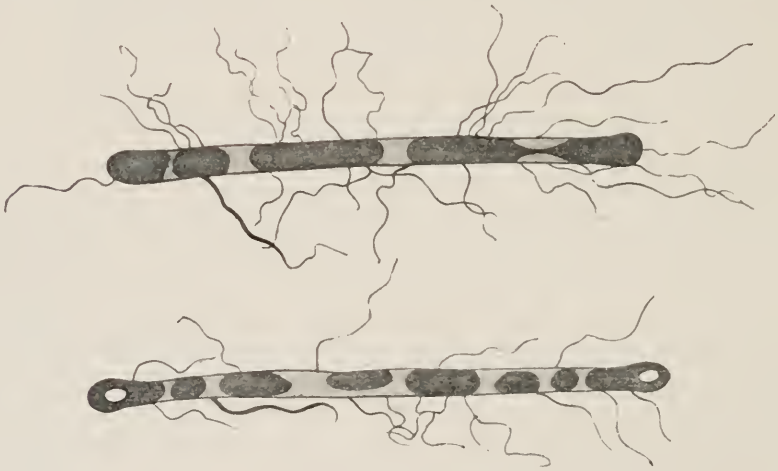


Abb. 25.
Vergr. ca. 1500.
Nach Alfr. Fischer. *Bacillus Solmsii.* Präparations-Plasmolyse.

Will man die Höhe des osmotischen Drucks der Zellsaftlösung messen, so geht man so vor, daß man die Konzentration einer Lösung ermittelt, welche eben imstande ist, plasmolytische Abhebung des Protoplasmas zu bewirken. Es gleicht dann die Konzentration des Zellsaftes ziemlich genau derjenigen der plasmolysierenden Lösung, und deren Konzentration bzw. osmotischen Druck kann man mittels physikalischer Methoden, z. B. der Gefrierpunktserniedrigung, feststellen. So ermittelt man den

osmotischen Druck des Zellsaftes. Dabei wäre noch zu bedenken, daß infolge der im normalen Zustand der Zelle vorhandenen elastischen Dehnung der Zellhaut das Volumen des Protoplasmas und Zellsaftes in einer Lösung, die eben Plasmolyse bewirkt, sich verkleinert, ehe die Plasmolyse eintritt, somit auch die Konzentration des Zellsaftes kurz vor oder während eben beginnender Plasmolyse im selben Maße stärker denn im normalen geworden ist, als das Volumen im Verhältnis zum normalen sich verkleinert hat. Ein Beispiel: Gesetzt, wir fänden, daß eine 6-prozentige Rohrzuckerlösung eben Plasmolyse bewirkt bei einem stäbchenförmigen Spaltpilz, und daß dessen Länge im Wasser 5, in der 6-prozentigen Zuckerlösung aber nur noch 4 μ beträgt, so hätte der Zellsaft im normalen Zustand denselben osmotischen Druck wie eine $\frac{6 \times 4}{5} = 4{,}8$ prozentige Zuckerlösung. Die physikalische Chemie weist uns nach, daß solche Lösung einen Druck von etwa 3,4 Atm. entwickelt. Übrigens ist die Höhe des osmotischen Drucks, wie alle Eigenschaften lebender Zellen variabel, das haben wir oben schon einmal angedeutet; sie hängt ab vom Entwicklungszustand und von den Lebensbedingungen. Ein osmotischer Druck von etwa drei Atmosphären mag als Durchschnittswert bei Bakterien, die in Wasser oder verdünnter Nährlösung wachsen, zu gelten haben.

Die Kenntnis von dem physikalischen Zustand der Bakterienzelle, die wir uns soeben, allerdings nur in großen Zügen, angeeignet haben, vermittelt uns auch das Verständnis dafür, daß Bakterien ebensowenig wie andere Zellen in unbegrenzt starken Salzlösungen zu gedeihen vermögen. Denn abgesehen von etwaiger Giftwirkung solcher Salze, die uns später noch beschäftigen soll, hemmt die wasserentziehende Wirkung, die ihnen eigen ist, die Lebensfähigkeit. Auch für die richtige Deutung mancher mikroskopischer Bilder ist die Kenntnis der Plasmolysierbarkeit der Bakterien von Bedeutung. Nicht selten bekommt man plasmolysierte Zellen derselben zu Gesicht, wenn man, wie das üblich ist, dieselben in einem Tropfen Nährlösung auf dem Deckglas eintrocknen läßt, um sie sodann zu färben. Sobald die beim Eintrocknen sich mehr und mehr konzentrierende Lösung stärker wird als der Zellsaft, kann Plasmolyse, sog. „Präparationsplasmolyse“ (Abb. 25 und 26) eintreten; das Protoplasma füllt den Binnenraum der Zelle nicht mehr vollkommen aus.

Nachdem wir uns jetzt mit den grundlegenden Tatsachen bekannt gemacht haben, müssen wir etwas tiefer eindringen, um zu erkennen, daß auch auf dem Sondergebiet der Bakteriologie, das wir jetzt behandeln, noch mannigfache Fragen ihrer erschöpfenden Bearbeitung harren,

und daß die verschiedenen Bakterien nicht alle in gleicher Weise auf den Zusatz von Salzlösungen reagieren, wie das nach den bisherigen Ausführungen scheinen könnte. An plasmolysierten Zellen, so sahen wir, geht aus rein physikalischen Gründen die Plasmolyse zurück, sobald wir die plasmolysierende Lösung durch Wasser ersetzen. Man beobachtet aber ganz allgemein an Pflanzenzellen, und besonders gut an denen der Bakterien, daß häufig auch ohne äußere Eingriffe, scheinbar „von selbst", während die Zellen in der plasmolysierenden Lösung liegen bleiben, die Plasmolyse sich wieder ausgleicht und der Turgeszenzzustand wieder erreicht wird. Das gilt auch für die natürlichen Standorte, falls Bakterien an solchen in starke Lösungen von Salzen oder organischen Stoffen geraten. Dieser Rückgang der Plasmolyse ist nun vielfach darauf zurückzuführen, daß die Undurchlässigkeit des Protoplasmas für die plasmolysierenden Stoffe, von der wir uns überzeugt haben, nicht vollkommen ist, daß diese Stoffe vielmehr langsam eindringen, ohne daß die Stoffe des Zellsaftes ebenso schnell nach außen diffundieren; hierdurch wird begreiflicherweise die Plasmolyse ausgeglichen werden, da ja dann kein einseitiger Überdruck von außen mehr vorhanden ist. Man könnte davon reden, daß sich die Zellen ihrer veränderten Umgebung anpassen, und das mag auch manchmal zutreffen. In andern Fällen beruht der Rückgang der Plasmolyse aber wohl auf einer Schädigung des Protoplasmas durch die Lösung. Durchlässigwerden kann ja, wie oben ausgeführt, ein Zeichen für Schädigung oder gar Tod sein. Doch kann der Rückgang der Plasmolyse noch andere Ursachen haben als Eindringen der plasmolysierenden Lösung und dann wohl sicher als Anpassungsvorgang gedeutet werden: das Protoplasma kann, durch die Übertragung in plasmolysierende Lösungen gereizt, neue lösliche Stoffe bilden und in seinem Zellsaft stapeln, und zwar in so großer Menge, daß dadurch dessen wasseranziehende Kraft steigt, bis sie wieder stärker ist als die der Außenlösung, und so der normale Zustand der Zelle wieder hergestellt wird. Dieser sog. autoregulative Rückgang der Plasmolyse ist zwar bei Bakterien in noch keinem Fall ganz sicher gestellt; nach

Abb. 26.
Spirillum undula.
Präparationsplasmolyse.
Vergr. ca. 1500.
Nach Alfred Fischer.

dem, was an andern Pilzen beobachtet worden ist, dürfte er aber vermutlich vorkommen, wodurch dieser kurze Hinweis darauf gerechtfertigt wird. Mißt man die Höhe des Turgors nach erfolgtem Ausgleich der Plasmolyse und vergleicht ihn mit dem Turgor im früheren Zustand, währenddessen die Zelle in Wasser oder ganz verdünnter Nährlösung lag, so wird man natürlich finden, daß der Überdruck im Innern der Zelle wieder derselbe ist wie früher, für den Fall, daß der Ausgleich der Plasmolyse lediglich auf dem Eindringen der plasmolysierenden Lösung beruhte. Sollte andererseits der Überdruck nach erfolgtem Ausgleich der Plasmolyse größer geworden sein, als er früher war, so könnte man daraus schließen, daß der Ausgleich nicht nur durch Eindringen der plasmolysierenden Lösung, sondern auch oder ausschließlich durch Stoffneubildung im Zellsaft erfolgte, welche Stoffe in so großer Menge produziert wurden, daß nunmehr der Turgor höher ist als früher. Die Autoregulation des Turgors stellt sich dann als Überregulation desselben dar. Sollte aber der Überdruck geringer sein als vorher, so könnte dies auf einem nicht bis zum Diffusionsgleichgewicht erfolgten Eindringen der Stoffe der Außenlösung, oder auch auf einer nur mäßigen Neubildung von Turgorstoffen beruhen. Denkbar wäre natürlich auch, daß der Überdruck bei einer bestimmten Konzentration der Außenlösung ein Maximum hat. Alle diese Fragen sind bei höheren Pflanzen leidlich genau untersucht, bei Bakterien müssen sie erst bearbeitet werden. Sie erheben sich natürlich auch für den Fall, daß Bakterien, sei es im Laboratorium, sei es in natura aus Wasser oder sehr verdünnten Lösungen in etwas stärkere Lösungen übertragen werden, die noch keine Plasmolyse, sondern nur teilweise Entspannung der Zellhaut bewirken.

Wichtiger für unsere Zwecke ist nun noch der folgende Punkt: Die Plasmolyse beruht, so sahen wir, unter allen Umständen darauf, daß die Stoffe der plasmolysierenden Lösung nicht sofort, sondern nur langsam ins Innere der Zelle eindringen. Nun gibt es aber viele Stoffe, die sofort ins Innere des Protoplasmas (und zwar aller daraufhin untersuchten Zellen) eingelassen werden, z. B. Alkohol, Glyzerin, Harnstoff. Wäßrige Lösungen dieser Stoffe können also, im Gegensatz zu Zucker, anorganischen Salzen usw., niemals Plasmolyse bewirken, vielmehr nur ein „Zusammenschnurren" des Protoplasmas innerhalb der Zellhaut, aber nur falls sie in ganz starker Konzentration zur Verwendung kommen. Es ist nun aber im höchsten Grade beachtenswert, daß man nicht eben wenige Bakterien gefunden hat, die sich überhaupt nicht plasmolysieren lassen.[1]) Lösungen jeder Art, die von außen geboten werden, dringen

1) Alfred Fischer. Vgl. auch Vahle, C., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 178.

sofort ein, so daß Konzentrationsdifferenzen zwischen außen und innen durch ihren Zusatz gar nicht bewirkt werden. Man muß somit zweierlei Bakterien unterscheiden: Die plasmolysierbaren sind zunächst undurchlässig für Zucker, Salze und lassen nur solche Stoffe gleich ins Innere eindringen, die sofort in das Protoplasma aller Zellen eindringen. Die andern sind in jeder Beziehung durchlässig, lassen sich also überhaupt nicht plasmolysieren, höchstens kontrahiert sich unter dem Einfluß ganz starker Lösungen das Protoplasma; das ist dann aber keine eigentliche, Plasmolyse. Von Spaltpilzen, die wir später noch kennen lernen werden oder auch kurz schon genannt haben, gehören zur zweiten, d. h. nicht plasmolysierbaren Gruppe, z. B. *Bac. amylobakter*, *Bac. subtilis*, *Spirillum rubrum*, der Milzbrandbazillus, viele in der menschlichen Mundhöhle lebende Bakterien[1]), während zur ersten Gruppe (auf die sich unsere obige Darstellung der Plasmolyse gründete) zu rechnen sind *Spirillum volutans*, *Bacterium fluorescens*, der Choleraerreger u. v. a. Nach einigen Angaben scheint es so, daß auch der Entwicklungszustand der Zelle dabei in Betracht käme, insofern als Zellen aus jungen Kulturen sich manchmal nicht so leicht plasmolysieren lassen als solche, die älteren Kulturen entstammen.

Es schließen sich hier interessante Fragen an, die aber heutigentages noch nicht schlüssig beantwortet werden können. So wäre zu untersuchen, ob die durchlässigen Bakterien etwa ganz darauf verzichten, ihren Zellsaft qualitativ und quantitativ anders zu gestalten, als die Außenlösung ist. Das wäre ein ganz ungewöhnlicher einzigartiger, darum unwahrscheinlicher Fall, denn dann würde offenbar jeder Turgor fehlen. Möglich wäre auch, daß diese durchlässige Gruppe gegen plötzliche Erhöhung der Konzentration, wie sie bei Darbietung plasmolysierender Lösungen eintritt, ganz besonders empfindlich wäre, die vollkommene Durchlässigkeit also auf sofortiger Schädigung beruhte. Dann wäre dieser Durchlässigkeit keine Bedeutung für das Leben im Freien zuzuschreiben, es handelte sich vielmehr nur um einen pathologischen Vorgang. Gegen diese Deutung sprechen allerdings einige Beobachtungen, die darauf hinweisen, daß gerade im Gegenteil die durchlässige Gruppe gegen Konzentrationsschwankungen verhältnismäßig unempfindlich ist und sich besonders leicht an höher konzentrierte Lösungen anpaßt. So finden wir angegeben[2]), daß durchlässige Arten, z. B. der Milzbranderreger, um nur einen zu nennen, auf Agar-Agar mit 10% Kochsalzzusatz noch ordentlich gedeihen, während undurch-

1) Swellengrebel, N., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 193.
2) Fischer, Alfred, Vorles. üb. Bakt., 2. Aufl., 1903, S. 29.

lässige Arten, z. B. *Bact. fluorescens* schon durch geringere Kochsalzgaben geschädigt werden. Im höchsten Grad erwünscht wäre eine systematische Durcharbeitung dieser interessanten Fragen, zumal auch der Fragen nach der Änderung der Durchlässigkeit, je nach Entwicklungszustand und äußeren Lebensbedingungen.

Der oben geschilderte Bau der Bakterienzellen — Protoplasma, Zellhaut, Zellsaft —, ist schon im Jahre 1875 an einem Fadenbakterium, dem sog. Brunnenfaden, *Crenothrix polyspora*, ermittelt worden[1]). Es ist noch hinzuzufügen, daß man an sehr kleinen Formen, z. B. minimalen Kugelbakterien, diesen Bau nicht sicher beobachten kann und vielfach nur mit großer Wahrscheinlichkeit schließen darf, daß der Zellenbau derselbe ist wie bei größeren Formen. Auch würden für solche kleinere Arten unsere Ausführungen über den Turgor nicht mehr ganz passen. Haben wir diesen bei größeren Formen auf die osmotische Leistung des Zellsaftes zurückgeführt, so würde bei kleineren Formen der Quellungsdruck des Protoplasmas, der Zentraldruck der Vakuole usw.[2]) wesentlich dabei beteiligt sein, — näher können wir auf diese Probleme hier nicht eingehen.

Wichtig ist nun aber noch eine andere Frage, die sich erhebt: Wir werden hören, daß das, was wir heutigentages Bakterien nennen, zweifellos eine recht bunte Gesellschaft ist. Sind nun alle Bakterien in diesem weiteren Sinn derart gebaut, daß sie eine besondere Zellhaut besitzen? Dies scheint nicht der Fall zu sein. Man hat bei manchen Formen eine typische Zellhaut, wie sie der echten Pflanzenzelle zu eigen ist, trotz größter Sorgfalt nicht nachweisen können. Statt ihrer ist nur jene dichtere und festere Außenlage des Protoplasmas nachweisbar, von den Zoologen meistenteils als Pellicula bezeichnet, die wir in unsern ersten Ausführungen schon bei bestimmten einzelligen Wesen kennen gelernt haben. Solche Formen kann man begreiflicherweise auch nicht plasmolysieren. Es handelt sich hier hauptsächlich um die Zellen der sog. Schleimbakterien, Myxobakterien[3]), Formen die auch sonst, z. B. in ihrer Bewegungsweise, von Bakterien im engeren Sinn wesentlich abweichen, wie wir später noch hören werden, ferner zumal auch dadurch, daß ihre Zellen „flexil“ sind, d. h. die normalerweise gerade, stäbchenförmige Myxobakterienzelle kann sich kreisförmig biegen oder auch zusammenknicken, wobei es zweifelhaft bleibt, ob das Folge einer aktiven Krümmungsbewegung ist. Bei diesen

1) Cohn, Ferdinand, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 1875, Bd. 1, S. 108.

2) Pfeffer, W., Stud. z. Energetik d. Pflanzen, Leipzig 1892.

3) Baur, E., Arch. f. Protistenkunde, 1904, Bd. 5, S. 92; Vahle, C., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 178.

Schleimbakterien nimmt man also die Existenz einer sog. Pellikula an, die man in vielen Fällen dadurch deutlich nachweisen kann, daß sie Farbstoffe bei gleichzeitiger Einwirkung von Jodlösungen, die hier als Beize wirken, speichert.

Wieweit eino solche Pellikula statt einer distinkten Zellhaut als schützende Hülle auch bei anderen Formen ausgebildet sein mag, muß dahingestellt bleiben. Man wird an solche Möglichkeit denken bei gewissen Kugelbakterien (Pneumokokken, Meningokokken), deren Zellhaut durch eigenartige Löslichkeitsverhältnisse ausgezeichnet ist.[1]) Man wird sich vielleicht wundern, daß man jenen durchlässigen, nicht plasmolysierbaren Bakterien, wie z. B. dem Milzbrandbazillus, nicht auch eine Pellikula statt einer Zellhaut zuschreibt, das Fehlen von Plasmolysierbarkeit also auf den Mangel einer Zellhaut schiebt. Doch ist zu bedenken, daß diese Formen sich durch mangelnde Flexilität der Zellen deutlich von Myxobakterien unterscheiden und den Bakterien mit deutlich darstellbarer Zellhaut auch in der sonstigen Zellenorganisation gleichen. So können wir jedenfalls als Fazit dieser Ausführungen hinstellen, daß die echten Bakterien auch eine echte, pflanzliche Zellhaut besitzen. Wie wir weiter unten sehen werden, ist es allerdings möglich, daß diese sich in ihrem chemischen Aufbau nicht so weit vom Protoplasma entfernt als die Zellhaut der hoch organisierten Pflanzenzellen.

* * *

Nachdem wir nun die Bakterienzelle als osmotisches System kennen gelernt haben, soweit das der augenblickliche Stand der Erfahrung erlaubt, wollen wir uns jetzt den einzelnen Teilen der Zelle zuwenden und beginnen der Einfachheit halber mit der Zellhaut. Wir wollen dabei zuerst betrachten die Zellhaut selbst, dann die Außenhülle, die bei vielen Arten der Zellhaut als Gallert- oder Schleimschicht usw. aufgelagert ist.

Die Zellhaut ist begreiflicherweise sehr dünn, bei größeren Bakterien im allgemeinen wohl etwas mächtiger als bei kleinen, und dann mit starken Vergrößerungen als doppelt kontourierte Haut zu erkennen. Ihre Dicke ist in bestimmten Fällen vermutungsweise auf 0,01 μ geschätzt worden. Es ist ganz selbstverständlich, daß man etwaige Strukturen, die wohl sicher vorhanden sind, Schichtungen oder Streifungen, wie man sie an dickeren Zellwänden bei höheren Pflanzen, z. B. bei Bastfasern, beobachten kann, meist nicht sehen kann, wenn wir von den

1) Vgl. z. B. Ficker, M., Arch. f. Hyg. 1908, Bd. 68, S. 1.

Außenhüllen der eigentlichen Zellhaut absehen, die uns erst nachher beschäftigen sollen. In einem Fall, bei einem sehr großen Schwefelbakterium, *Chromatium*[1]), hat man an der isolierten Zellwand eine verhältnismäßig weitmaschige Netzzeichnung gesehen und gleiches gilt für den *Bac. Bütschlii.*[2]) Eine Schichtung der Wand wird ferner bei der Schwefelbakterie *Thiophysa* beschrieben[3]). In den meisten Fällen beobachten wir, daß die Zellhaut nach außen nicht ganz scharf abgegrenzt erscheint, was so zu erklären ist, daß ihre äußersten Schichten nicht fest sind, sondern mehr oder minder verquellen. So entsteht eine schleimig-klebrige Oberfläche der einzelnen Zelle, welche Eigenschaft man zwar nicht ohne weiteres wahrnehmen, aber doch daraus erschließen kann, daß die Zellen nicht selten fest aneinander haften; wir haben oben schon gehört, daß diese Tatsache der Einzellkultur nicht selten Schwierigkeiten bereitet. Auch hat man folgendes gefunden: In einer Tuscheemulsion bewegen sich die kleinsten Rußteilchen dauernd in lebhafter, zitternder Bewegung hin und her, zeigen sog. „Brownsche Molekularbewegung", eine Erscheinung, die, nebenbei bemerkt, neuerdings von der Physik zur Begründung der Theorie vom Aufbau jeglicher Materie aus distinkten kleinsten Teilchen mit herangezogen wird. Untersucht man nun Bakterien in solcher Tuscheemulsion, so zeigt sich, daß die Rußteilchen in unmittelbarer Nachbarschaft der Zellenoberfläche im Gegensatz zu den andern unbeweglich sind, woraus man schließen darf, daß sie an der klebrigen Oberfläche festhaften. Wie weit allerdings auch molekulare Anziehungskräfte dies bedingen mögen, müßte wohl noch untersucht werden.

Gehen wir nun über zur Besprechung jener bei vielen Formen festgestellten, mehr oder minder mächtig ausgebildeten Außenhüllen der Zellen. Von diesen nimmt man an, daß sie gleichfalls durch Verquellung der äußersten Zellhautschichten entstehen. Die Tatsache, daß sich diese Hüllen gegenüber chemischen Reagentien und Farbstoffen nicht selten ebenso verhalten wie die Zellwand selbst, spricht allerdings für diese Entstehungsweise. So hat man[4]) in einem Fall, nämlich bei bestimmten Essigbakterien, bei welchen die Zellhautstoffe die Eigentümlichkeit aufweisen, sich mit Jodlösungen zu bläuen, gefunden, daß die Zellhaut selbst sich intensiv bläut, weniger eine äußere Schicht derselben, noch weniger, aber immerhin deutlich der eigentliche Schleim,

1) Bütschli, O., Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Leipzig 1896.

2) Schaudinn, F., Arch. f. Protk. 1902, Bd. 1, S. 306.

3) Hinze, G., Ber. d. bot. Ges. 1903, Bd. 21, S. 309.

4) Meyer, Arth., Ber. d. bot. Ges. 1901, Bd. 19, S. 431.

der die Außenhülle darstellt. Dies deutet allerdings mit Sicherheit auf Entstehung der Schleimhülle durch Verquellung der Haut unter Wasseraufnahme hin. Doch liegt wohl kein Grund vor zu zweifeln, daß sie in anderen Fällen vom Protoplasma aus durch die Zellhaut hindurch nach außen abgesondert werden könnten.

Zunächst ein Wort über die morphologischen und physikalischen Eigenschaften dieser Außenhüllen! Was die Konsistenz angeht, so sind sie häufig als ziemlich zäh-gallertige, mehr oder minder elastische Bildungen zu betrachten, dann auch mit fester, meist leicht sichtbarer äußerer Begrenzung. Man spricht dann von Gallerthüllen, welche wohl auch geschichtet sein können, indem mehr oder minder wasserreiche Schichten miteinander abwechseln. Man kann häufig beobachten, daß eine solche Gallerthülle zunächst jede einzelne Zelle umgibt; aber indem diese sich teilt und ihre Tochterzellen sich wieder mit je einer Gallerthülle umgeben, während die erstgenannte als gemeinsame Hülle erhalten bleibt, und dieser Vorgang sich mehrfach wiederholt, können endlich viele Zellen, deren jede ihre eigene Hülle aufweist, in gemeinsamen ineinander geschachtelten Gallerthüllen darin liegen. Solche Zellenkolonien hat man auch mit dem besonderen Namen „Zellfamilien“ belegt, da alle Zellen, wie die Mitglieder

Abb. 27.
(Natürliche Größe.)
Semiclostridium commune.
Gallertballenhaufen aus einer Zucht in zuckerhaltiger Nährlösung.
Nach Maaßen a. Lafars Hdb.

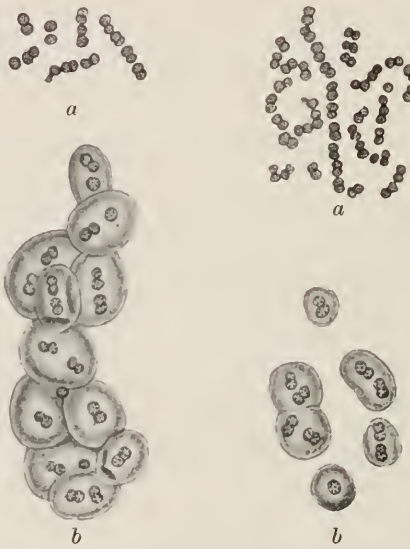


Abb. 28.
(Vergr. ca. 2000.)
Leuconostoc mesenterioides.
a Zellen ohne Gallerthülle. *b* Zellen mit Gallerthülle.
Nach Liesenberg u. Zopf aus Lafars Hdb.

einer Familie, ein gemeinsames Haus (die äußerste Hülle) bewohnen; der Ausdruck ist insofern mißverständlich, als Familien nicht aus gleichwertigen Gliedern bestehen, sondern im Vater ein Oberhaupt haben oder doch haben sollten, welches die andern leitet, während bei den Zellfamilien alle Zellen gleich sind. Sind solche Gallerthüllen einigermaßen dicht, so kann man sie unter dem Mikroskop direkt sehen, sonst sind sie durch besondere Färbemethoden deutlich zum Vorschein zu bringen.

Die genannte Gallerthülle ist entweder nur schmal oder nimmt auch ganz gewaltige Dimensionen ein; im letzteren Fall stellen die Bakterienkolonien, bzw. Familien, Klumpen vor, die man leicht mit Händen fassen kann (Abb. 27). Allbekannt ist es, daß verschiedene Bakterien, in Zuckerlösung gezüchtet, diese in große Gallertklumpen verwandeln können, in denen natürlich die Masse lebender Substanz gegenüber der Gallerte ganz außerordentlich zurücktritt. Solche können auch in Zuckerfabriken bei mangelnder Reinlichkeit des Betriebs Schaden anstiften, da der Inhalt (sog. „Froschlaichbildung“) ganzer Bottiche mit Zuckerlösung auf diese Weise unbrauchbar gemacht werden kann. Früher war hauptsächlich ein kettenbildendes Kugelbakterium gefürchtet, der *Leuconostoc mesenterioides* und einige verwandte Formen (Abb. 28); bei der heutigen Betriebsweise sind bestimmte gallertbildende Stäbchen, sog. Semiclostridien (vgl. später), in erster Linie gefährlich.[1])

In den meisten Fällen wird solche Gallerte allseitig gleichmäßig abgeschieden, doch sind auch einige eigenartige Fälle bekannt geworden, in denen die Gallertbildung einseitig erfolgt, so daß die Zellen am Ende von Gallertstielen, die verzweigt sein können, sitzen, so daß sehr sonderbare Bilder von Kolonien entstehen. Hier wäre zu nennen das *Bact. pediculatum*,

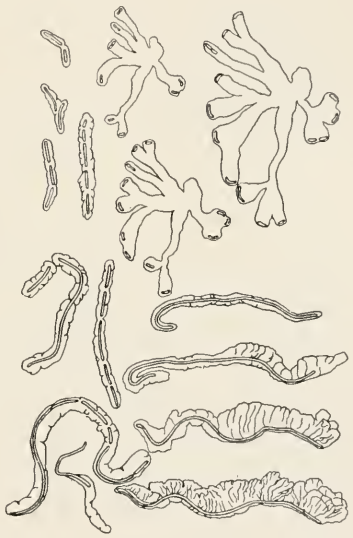


Abb. 29.
Bacterium vermiforme
auf Ginger-Beer-Nährgelatine.
Vergr. 340
Die drei Figuren rechts oben, die ästige Schleimmassen mit Zellen an den Enden der Äste darstellen, 210fach vergrößert.
Nach Ward aus Lafars Mykologie.

1) Zettnow, E., Ztschr. f. Hyg. 1907, Bd. 57, S. 154; Maaßen, A., Ref. B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 236.

in einer Gallerte, die einer Zuckerfabrik entstammt, gefunden, dessen Zellen vorzüglich auf ihrer Längsseite Gallerte ausscheiden und darum am Ende langer Gallertstiele sitzen.[1]) Ferner *Bact. vermiforme* (Abb. 29), ein Spaltpilz, der gemeinsam mit einer Hefe die „Gingerbeerplant" zusammensetzt und aus Zuckerlösungen das in England beliebte Ingwerbier werden läßt. Auch dieses Bacterium scheidet gelegentlich nur einseitig Gallertmassen ab.

Auch bei vielen pathogenen, im tierischen oder menschlichen Körpern lebenden Bakterien hat man eine scharf begrenzte Gallerthülle nachgewiesen. Der Mediziner bezeichnet sie mit dem uns etwas fremdartig klingenden Namen „Kapseln" (Abb. 30). Da man in bestimmten Fällen zweifelhaft sein kann, ob eine Kapsel wirklich vorhanden ist oder nur durch bestimmte Präparations- und Färbeverfahren vorgetäuscht wird, empfiehlt es sich, dieselbe, wenn möglich, an der lebenden Zelle zu studieren und durch Einlegung dieser in Tuscheemulsion sich davon zu überzeugen, ob die Rußteilchen bis unmittelbar an die Zellhaut herantreten oder aber einen hellen Hof um die Zelle lassen. Nur im letzteren Fall kann eine Kapsel vorhanden sein. Falsche, sog. Pseudokapseln sollen so entstehen können, daß Bakterien im Gewebsaft eintrocknen; dieser trocknet schnell ein, langsam aber eine die Zelle umhüllende Schleimschicht, die sich dabei zusammenzieht; so entsteht ein heller Hof um die Zelle, der als Kapsel imponiert.

Abb. 30. *Micrococcus tetragenus* mit Kapseln; aus dem Nierensaft ein. Maus. (Sehr stark vergr.) Nach Migula aus Lafars Hdb.

Mit Gallertbildungen durch mannigfache Übergänge verbunden und schlechterdings nicht scharf von ihnen zu trennen sind die Schleimbildungen, also Verschleimungserscheinungen der äußeren Zellhautschichten. Schleim ist sehr stark quellbar, oft geradezu zerfließlich, und von fast demselben Lichtbrechungsvermögen wie Wasser, die äußere Grenze darum meist viel schwerer wahrzunehmen als bei Gallertbildungen, weshalb man bei der Untersuchung auf Schleimbildung ganz besonders häufig die oben genannte Tuschemethode zum Nachweis heranziehen muß. (Vgl. z. B. die Figuren, die später bei Besprechung der Purpurbakterien folgen (Kap. 18).) Es sei hier noch erwähnt, daß man zu gleichem Zwecke wohl auch die auf Schleimbildung zu untersuchenden Bakterien in einen von andern kleinen Bakterien wimmelnden Tropfen übertrug und sich nun darüber orientierte,

1) Koch, A., u. Hosaeus, H., B. C. 1894, Bd. 16, S. 225.

ob diese sich bis dicht an die Zellhaut jener heran bewegen oder durch einen Zwischenraum, der von Schleim gefüllt ist, davon getrennt bleiben. Im Gegensatz zur Gallertbildung, bei der jede Zelle ursprünglich ihre eigene Gallerthülle absondert, liegen bei Schleimbildung viele Zellen innerhalb eines von ihnen gemeinsam abgesonderten Schleimtropfens, ohne daß man jeder Zelle eine Sonderschleimhülle zuerkennen könnte; wir reden dann, wie schon oben gesagt, von einer Bakterienzooglöa, die nach dem, was wir eben ausführten, entweder unbestimmte zerfließende Umrisse hat oder aber auch bestimmte Umrißformen aufweist, die aber keine deutliche Beziehung aufweist zur Umrißform der einzelnen Zelle (wie die Gallerthülle). Das ist z. B. der Fall bei einer im schmutzigen Wasser häufigen Spaltpilzart, deren verzweigte Zooglöen einen überaus charakteristischen Anblick darbieten Wenn die fragliche Art als *Zoogloea ramigera* bezeichnet wird, so ist das natürlich zu beanstanden, da „Zoogloea" keine Art-, sondern eine Habitusbezeichnung ist.

Es wäre endlich noch zu erwähnen, daß außer Schleim auch sog. Gummimassen als Ausscheidungsprodukte von Bakterienzellen nachgewiesen worden sind. Im Gegensatz zum Schleim sind diese klebrig und fadenziehend[1]). Auf die Bildung von Gummi werden wir später noch im anderen Zusammenhang zurückzukommen haben (Kap. 21).

Es wäre nun ein Irrtum zu glauben, daß der Besitz oder das Fehlen von Gallert- bezw. Schleimbildungen ein konstantes, spezifisches Unterscheidungsmerkmal zwischen verschiedenen Spaltpilzarten sei. Zwar gibt es Bakterien, die niemals mächtige Ausbildung von Außenhüllen aufweisen, aber diejenigen, die dazu befähigt sind, entwickeln die Hüllen nur unter geeigneten Versuchsbedingungen. Gewisse Purpurbakterien, so ist neuerdings nachgewiesen worden, schwärmen zeitweise lebhaft, ohne Gallerthüllen umher, zu andern Zeiten sind sie unbeweglich und scheiden Gallerthüllen ab. Von Krankheitserregern weiß man, daß sie ihre „Kapseln" nicht selten nur innerhalb des kranken Körpers ausbilden, unter künstlichen Zuchtbedingungen aber nicht (so z. B. das *Bact. capsulatum* u. v. a. m.). Ja sogar, die nach ihrer Schleimabscheidung sog. Schleimbakterien können, wie man mittelst der Tuschemethode gefunden hat, teilweise ohne Schleimabscheidung ihren ganzen Entwicklungsgang vollenden[2]). Die Meinung, daß diese Formen überhaupt keinen Schleim bilden, der Namen ihnen also zu Unrecht gegeben sei, können wir uns nicht aneignen, wir kommen darauf noch

1) Ruhland, W., Ber. d. bot. Ges., 1906, Bd. 24, S. 393.
2) Vahle, C., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 178.

zurück. Auch der so mächtige Gallertmassen bildende *Leuconostoc mesenterioides* kann ganz ohne derartige Gallerthüllen gezüchtet werden. Als ein letztes Beispiel für die Abhängigkeit der Gallertbildung von der Umgebung sei hier noch *Bact. agreste* genannt, eine Form, die neuerdings in der Bakteriologie des Ackerbodens eine Rolle spielt, und der wir darum noch später begegnen werden. Es bildet nur bei ganz bestimmter Nahrungszufuhr Gallertkapseln aus, die aber dann die ganze Kulturflüssigkeit in eine Gallertmasse verwandeln[1]).

Im Anschluß an das Gesagte sind nun noch einige weitere Besonderheiten in der Ausbildung der Bakterienzellhaut zu berühren! Wir haben schon gesehen, daß viele Formen eine sog. Kahmhaut an der Oberfläche der Flüssigkeiten bilden. Das beruht darauf, daß die meist fadenförmig aneinandergereihten Zellen auch seitlich infolge entsprechender Veränderung der Außenschichten ihrer Zellwände verkleben; so entstehen bald zähere, bald schleimigere Decken, in denen die Zellen je nach der Art, die vorliegt, enger oder weiter, regelmäßiger oder unregelmäßiger gelagert sind, und die man offenbar auch als Sonderfall der oben beschriebenen Zooglöa auffassen kann. Essigbakterien bilden solche Häute, die sog. Essigmutter, ebenso viele andere luftgierige Formen.

Eine andere Erscheinung ist die Hüllen- oder Scheidenbildung bei den typischen Fadenbakterien, deren Zellen wie in einem festen, hohlen Schlauch darin sitzen. Am häufigsten sitzt je ein Zellfaden in jeder Scheide; andere Arten sind aber dadurch gekennzeichnet, daß bei ihnen ein ganzes Fadenbündel in einer gemeinsamen Scheide sitzt, so bestimmte Schwefelbakterien. „Die Scheide ist an jungen Fäden oder an der fortwachsenden Spitze älterer Fäden gewöhnlich nicht sichtbar, tritt an älteren Teilen als zartes, dünnes Häutchen auf und kann schließlich an den ältesten Teilen eine Dicke erreichen, die derjenigen der Zelle gleich kommt.“[2]) Dürfen wir im allgemeinen die früher erwähnten Gallerten auffassen als Bildungen, die in mechanischer Beziehung weniger fest sind als die Zellhaut selbst, so dürfen diese Scheiden häufig als widerstandsfähiger oder doch ebenso widerstandsfähig gelten als jene. Die Scheiden können einfach sein oder verzweigt; wie die Verzweigung zustande kommt, soll später noch beschrieben werden. Nicht selten trifft man sie entleert an, indem die Zellen, nur mehr von der eigentlichen Zellhaut umkleidet, aus der Scheide austreten; in andern Fällen verschleimen die Scheiden auch gelegentlich und die Zellen werden frei, um an andern Stellen zu neuen Fäden auszuwachsen.

1) Löhnis, F., B C. I, Or., 1904, Bd. 49, S. 177.
2) Migula, W., in Lafars Hdb. I, S. 56.

Ein ganz eigener Fall von Hüllenbildung, den man neuerdings bei bestimmten stäbchenförmigen Milchsäurebakterien gefunden hat, welche gerbstoffreiche Obstweine bewohnen, soll noch kurz besprochen werden[1]). Es handelt sich um Zooglöen von der üblichen schleimigen Beschaffenheit. Die äußerste Schicht derselben bildet aber nach einiger Zeit eine eigenartige halbdurchlässige Haut (vgl. ob. S. 81), eine sog. Niederschlagsmembran, die heranwächst und so Veranlassung gibt zur Entstehung großer, bis 2 cm im Durchmesser aufweisender Bakterienblasen, *Bacteriocysten*, von mehr oder minder runder Form, in der die Zellen selbst in großer Zahl darin liegen. Mit Recht nimmt der Entdecker dieser Blasen an, daß hier abnorme, durch den Gerbstoffgehalt des Mediums bedingte Gebilde vorliegen, denn Gerbstoff ist auch in anderen Fällen als Komponente von Niederschlagsmembranen bekannt, also nicht Gebilde, die in der Biologie dieser Bakterien eine größere Rolle spielen dürften.[2]) — *Bact. mannitopoeum*, das unter Umständen ungegliederte Stäbchen von 50 μ Länge bilden kann, *Bact. gracile*, das ähnlich, aber zarter gebaut ist, *Micrococcus cystiopoeus* und einige andere, gleichfalls unbewegliche, sporenfreie Arten werden als Bildner solcher Cysten beschrieben.

Über die Bedeutung der Gallert- und Schleimbildungen kann man natürlicherweise sehr viele Vermutungen äußern, und es unterliegt keinem Zweifel, daß ihr Nutzen für die sie produzierenden Arten auf sehr verschiedenen Gebieten gesucht werden muß[3]). Häufig ist der mechanische Zusammenhalt die Hauptsache. So bedarf es keiner weiteren Erläuterung, daß zu Kahmhäuten verbundene Bakterienzellen leichter auf der Oberfläche schwimmen und den Sauerstoff der Luft genießen können, und weniger der Gefahr des Untersinkens ausgesetzt sind als einzeln lebende Zellen. In anderen Fällen[4]) hat man den Vorteil der durch Schleimbildung ermöglichten Koloniebildung darin gesucht, daß

1) Müller-Thurgau, H., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 353.

2) Vgl. Jahn, E., Kryptogamenflora der Provinz Brandenburg 1911, *Myxobacteriales*, S. 195. Der Autor beschreibt einen Spaltpilz, dessen Zellen bei guter Ernährung einzeln umherschwimmen, bei Verschlechterung der Lebensbedingungen zu einem Haufen sich vereinigen, Schleim abscheiden und Kolonien bilden, die aus verkürzten, kugligen Zellen bestehen. Da diesen verkürzten Zellen Sporennatur zukommt (vgl. Arthrosporen im Kapitel V), spricht der Autor hier von „fruktifikativer" Koloniebildung eines Spaltpilzes, der im vegetativen Zustand keine Kolonien bildet, und glaubt, daß gleiches vielleicht auch für die im Text genannten Arten gilt. — Vgl. auch Myxobakterien im Kapitel VII.

3) Vgl. auch Jahn, E., Myxobacteriales in Kryptogamenflora der Provinz Brandenburg, 1911.

4) Meyer, A., Flora 1897, Bd. 84, S. 185.

die aus einzelnen abgestorbenen Zellen austretenden Stoffe ihren eigenen Artgenossen, nicht fremden Mikroben zugute kommen sollen; es läge also dann eine eigenartige Autophagie der Spezies vor. Auch gegen allzustarke Erwärmung soll Gallertbildung schützen; das ist ausgeführt worden für jene, schon mehrfach genannten, in Zuckerfabriken schädlichen *Leuconostoc*formen, doch fehlen noch hinreichend übereinstimmende experimentelle Daten über diese Frage[1]). Bewiesen ist allerdings, daß schleimbildende Rassen von Milchsäurebakterien gegen starke Temperaturerhöhung etwas widerstandsfähiger sind als solche, die keinen Schleim bilden[2]). Die wesentlichste Bedeutung dürften Gallertbildungen als Schutz gegen allzuschnelles und allzustarkes Austrocknen haben. In der Brandungszone des Meeres hat man[3]) einen Spaltpilz gefunden, der Schleimhüllen um seine Zellen besitzt, und dem dadurch, wie sein Entdecker glaubt, auf dreierlei Weise Vorteile erwachsen. Einmal sollen sie ihn gegen Austrocknen schützen, sodann ihn an den Tangen festkleben und so verhindern, daß er ins Meer hinausgeschwemmt wird, und endlich sollen sie, falls das doch vorkommen sollte, seine Schwimmfähigkeit erhöhen. Daß bei solchen Deutungen die Phantasie immer stark mitspielen muß, liegt auf der Hand, gleichwohl werden nur wenige Forscher das anregende Moment, das in solchen Spekulationen enthalten ist, missen wollen.

Was den chemischen Aufbau der eigentlichen Zellhaut angeht, so besteht sie wohl vielfach aus einem Gemisch verschiedener Stoffe, abgesehen von dem Wasser, das sie durchtränkt, solange die Zelle lebenstätig ist. Die Stoffe nun, welche die etwas quellbaren, mehr oder minder elastischen Häute aufbauen, sind nur recht unbefriedigend bekannt, und zumal muß ungewiß bleiben, ob die häufig gedruckt zu lesende Behauptung, daß Eiweißkörper an ihrem Aufbau teilnehmen, zu Recht besteht. Es beruht diese Annahme auf der nicht eindeutigen Beobachtung, daß das sog. Millonsche Reagens, welches gewisse, aber nicht alle, und auch nicht allein diese Eiweißkörper rot färbt, diese Färbung auch bei Bakterienzellhäuten hervorruft. Außerdem wird sie durch folgenden Gedankengang zu stützen gesucht: Bei bestimmten Bakterien, so sahen wir, ist keine Zellhaut, sondern statt ihrer eine Pellicula vorhanden, in deren Aufbau wohl sicher Eiweißkörper mit eingehen, wie in den des eigentlichen Protoplasmas.

1) Zettnow, E., Z. f. Hyg., 1907, Bd. 57, S. 154; dort. Lit.

2) Burri, R. u. Thöni, J., Ldw. Jahrb. d. Schweiz, 1908, S. 292, zit. nach Burri, R. u. Allemann, O., Z. f. Unt. d. Nahrungs- u. Genußmittel, 1909, Bd. 18, S. 449.

3) Schaudinn, F., Arch. f. Prot.Kde., 1903, Bd. 2, S. 421.

Bei anderen Bakterien, so folgert man weiter, hat sich zwar eine weitergehende Sonderung der Zellhaut vollzogen, aber in chemischer Beziehung ähnelt sie doch noch der Pellikula, aus der sie im Lauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung hervorgegangen ist. Somit dürfte sie auch eiweißhaltig sein. Daß solche Schlüsse nichts Zwingendes haben, sondern nur anregende Hypothesen sind, ist sicher.

In seltenen und wohl auch zweifelhaften Fällen ist das Kohlenhydrat Zellulose als Baustoff der Zellwand nachgewiesen, d. h. der Stoff, der in so hervorragendem Maße am Aufbau der Zellhäute höherer Pflanzen beteiligt ist. Man weist ihn nach durch Blaufärbung der Haut bei Einwirkung von Jod und Schwefelsäure, während Jodlösung allein die Zellulose nicht bläut. Bei einigen Essigbakterien ist nachgewiesen worden, daß ihre Zellhäute und deren verschleimte Außenlagen sich mit Jodlösung allein bläuen, was auf ein der Zellulose nahestehendes, aber nicht mit ihr identisches Kohlehydrat mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen läßt. Außerdem findet sich in der Literatur nicht selten die Angabe, daß die Haut bestimmter Essigbakterien „Zellulosereaktion" gebe, ob hierunter die Blaufärbung mit Jodlösung allein verstanden wird, ob also dieser Ausdruck inkorrekt ist, oder ob die betr. Wände sich tatsächlich mit Jodlösung nur bei Anwesenheit von Schwefelsäure blau färben, ist nicht klar zu ersehen[1]).

Die Zellwände von *Beggiatoa* und *Thiophysa* sollen sich färberisch ebenso verhalten wie die Pektinstoffe, aus denen die Mittellamellen der Gewebe höherer Pflanzen bestehen.[2])

Bei bestimmten Bakterienarten, so dem Tuberkelbazillus, einem Essigbakterium, dem *Bact. coli*, *pyocyaneum*, *Bac. anthracis*, Staphylokokken, hat man sodann auch neben anderen Stoffen Chitin in der Zellhaut nachweisen können[3]) oder doch charakteristische Spaltungsprodukte dieses Stoffes, der den Panzer der Insekten bildet und am Aufbau der Zellhaut höherer Pilze hervorragenden Anteil hat. Andere Forscher[4]) haben aber trotz eingehender und zuverlässiger Untersuchung

1) Nach Beijerinck, B. C. II, 1898, Bd. 4, S. 209 ist in bestimmten Fällen Säurezusatz nötig; Henneberg, W., B. C. II, 1907, Bd. 17, spricht bei *Bact. xylinum* und *xylinoides* von Blaufärbung durch Jod und Schwefelsäure; wie Jod allein färbt, wird nicht angegeben; Garbowski, B. C. II, 1907, Bd 20, S. 108, spricht von „Cellulosereaktion", bezieht sich aber auf Stellen in der Lit., wo von Blaufärbung durch Jod allein die Rede ist.

2) Hinze, G., Wiss. Meeresuntersuchungen, Kiel 1902, N. F., Bd. 6.

3) Emmerling, O., B. d. chem. Ges., 1895, Bd. 32; Iwanow, K. S., Hofmeisters Beitr., 1902, Bd. 1, S. 524.

4) v. Wisselingh, C., Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, Bd. 31, S. 619; Garbowski, L., a. a. O.; Wester, D. H., Diss. Bern, 1909.

Chitin stets vermißt. Somit wissen wir eigentlich nichts über die Chemie der Bakterienzellhäute; vielleicht wird aber eine genauere Untersuchung der Löslichkeitsverhältnisse, z. B. in Kalilauge, Eau de Javelle, Galle (Cholsäure, taurocholsauren Salzen), Wandel schaffen. Die Häute der verschiedenen Bakterien verhalten sich sehr verschieden gegenüber solchen Mitteln. In Eau de Javelle ist die Zellhaut des *Bac. tumescens*, der *Sarc. ureae* und jedenfalls auch vieler anderer Arten lösbar[1]).

Über die chemische Zusammensetzung der verschiedenen Gallerten, Schleime, Gummiarten ist auch recht wenig bekannt. In vielen Fällen handelt es sich um Kohlenhydrate, z. B. Dextran und Lävulan, d. h. Derivate des Traubenzuckers, Dextrose und des Fruchtzuckers, Lävulose, aus denen sie durch Zusammenlagerung mehrerer Moleküle unter Wasseraustritt, sog. Kondensation, entstehen. Das ist u. a. der Fall bei den Gallertbildungen in Zuckerlösungen durch *Leuconostoc mesenterioides*. Daß auch die Gummiarten zu den Kohlenhydraten gehören, ist bekannt. Der Schleim gewisser Milchsäurebakterien (*Bact. casei*), den man aus der fadenziehenden Kulturflüssigkeit mittels Alkohol und Äther fällen kann, soll aus „einer chitinähnlichen, in einem Zustand hochgradiger Quellung befindlichen Substanz" bestehen[2]). In anderen Fällen hält man die Schleime für Mucine, d. h. eiweißhaltige Produkte. Das gibt uns Gelegenheit, kurz darauf hinzuweisen, daß man auch eine eigenartige, von der Beobachtung anderer einzelliger Wesen hergeleitete Deutung dieser Hüllen gegeben hat. Man hat nämlich bei bestimmten Gruppen von Mikroorganismen gefunden, daß das lebende Protoplasma nicht nur im Innern der Zellhaut lebt, sondern sich zum Teil auch außerhalb derselben befindet, daß ein sog. extramembranöses Protoplasma, dem für die Nahrungsaufnahme und für die Aufnahme äußerer Reize eine große Bedeutung zugesprochen wird, vorkommt. Solches extramembranöse Protoplasma hat man auch bei Bakterien zu finden geglaubt, doch fehlt bis jetzt jeglicher Beweis für das Zutreffende derartiger Deutungen. Wir lassen uns darum auch nicht weiter darauf ein[3]). Das wenige, was über die Qualität der Sporenhaut der Bakterien bekannt ist, und was man über die jugendliche Zellhaut, die man während und kurz nach der Zellteilung beobachtet, sagen kann, soll weiter unten mitgeteilt werden.

1) Meyer, A., B. C. I, Or., 1901, Bd. 29, S. 809; Ellis, D., B. C. I, Or., 1903 Bd. 33, S. 1.

2) Burri, R. u. Allemann, O., Z. f. Untersuch. d. Nahrungs- u. Genußmittel, 1909, Bd. 18, S. 449.

3) Vgl. auch Eisenberg, P., B. C. I, Or., 1908, Bd. 47, S. 415 u. 1909, Bd. 49, S. 405.

Wir kommen nun zur Besprechung des Protoplasmas mit seinen Einschlüssen, jener Substanz also, die wir nicht besser oder, wenn man will, auch nicht schlechter definieren können, als wenn wir sagen, sie verstehe das Kunststück zu leben. Es handelt sich um eine im lebenstätigen Zustand schleimig-flüssige Masse, die sich selbst überlassen, soviel sahen wir schon bei der Besprechung plasmolytischer Erscheinungen, Kugelgestalt annehmen würde, deren bei den verschiedenen Bakterienarten verschiedene Gestalt also durch die Form der Zellhaut bedingt wird, die ihrerseits natürlich vom lebenden Protoplasma gemodelt wird. Der reiche Gehalt des Protoplasmas an Eiweißkörpern und verwandten Stoffen, sog. Kolloiden, wie man im Gegensatz zu Kristalloiden die Stoffe nennt, die nur sehr schwer durch Membranen hindurchdiffundieren können und die man auch erst zum Teil im kristallinischen Zustand hat gewinnen können, bedingt es, daß man das Protoplasma oder doch dessen Grundsubstanz als eine „kolloidale Lösung", als flüssigen Kolloidenkomplex bezeichnet; wohl auch als Hydrosol, wie man im Gegensatz zu gallertigen Kolloiden (den Hydrogelen) flüssige Kolloide nennt. Ein solches Hydrosol sieht unter dem gewöhnlichen Mikroskop homogen aus, bei Dunkelfeldbeleuchtung sind in ihm kleine, gesonderte Teilchen sichtbar zu machen[1]), die sich in lebhafter „Brownscher Molekularbewegung" befinden. Es sei darauf hingewiesen, daß man an solchen Hydrosolen, auch am lebenden Protoplasma bei geeigneter Versuchsanstellung, sog. Entmischungsvorgänge beobachtet hat, indem sie sich in festere und flüssigere Komponenten sondern. Man nimmt an, daß derartige Erscheinungen, die Veränderlichkeit des Zustandes kolloidal gelöster Stoffe, dieselben besonders geeignet macht, zu Trägern von Lebenserscheinungen zu werden[2]).

Selbst wenn wir mit Hilfe des Mikroskops am Protoplasma nichts weiter sehen könnten wie an einer beliebigen homogenen Lösung, wäre es doch ganz verfehlt, sich dasselbe als homogene Flüssigkeit vorzustellen. Schon theoretische Erwägungen haben die Forscher dazu geführt, es auszusprechen, daß alle die verschiedenen Funktionen, denen es gerecht werden muß, die bei jeder Art verschiedene Formgestaltung, die Erscheinungen des Stoffwechsels, der Vererbung usw., wenn überhaupt, so unmöglich anders verständlich gemacht werden können, denn mit der Annahme einer fast unendlich komplizierten Struktur, d. h. gegenseitigen Lagerung der kleinsten aufbauenden Teilchen. Wie sich

1) Gaidukov, N., Dunkelfeldbeleuchtung u. Ultramikroskopie, Jena 1910.
2) Vgl. z. B. Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena, 2. Aufl., 1908 oder Nathansohn, A., Stoffwechsel der Pflanzen, Leipzig 1910.

der Chemiker die Eigenschaften und Reaktionen verschiedener Zuckerarten nur dadurch verständlich machen kann, daß er den kleinsten Teilchen (Molekülen) jeder Zuckerart einen Aufbau aus einer bestimmten Zahl von Atomen mit bestimmter gegenseitiger Lagerung im Raum zuspricht, so muß der Biologe annehmen, daß das Protoplasma, sei es der Bakterien, sei es irgendwelcher anderer Wesen, charakterisiert sei durch eine bei den einzelnen Arten, ja Individuen verschiedene Lagerung der dasselbe aufbauenden Teile (Micellen, wie die kleinsten gesonderten Teile von Kolloiden heißen), die ihrerseits aus Molekülen und Molekülgruppen bestehen, welche endlich ihrerseits wiederum aus verschiedenen Atomen und Atomgruppen aufgebaut sind. Vorstellen können wir uns diese Struktur, die sog. Organisation des Protoplasmas, nicht, sie muß fast unvorstellbar kompliziert sein, so daß man vielleicht mit Recht gesagt hat, es habe wenig Zweck, sich Gedanken darüber zu machen. Noch viel weniger können wir natürlich diese Struktur sehen oder auch nur hoffen, daß dies einer späten Zukunft gelingen wird, und zwar ebensowenig bei der größten Zelle höherer Wesen als bei der winzigsten Bakterienzelle. Wir wollen uns darum hier darauf beschränken, zu fragen, ob es gelungen ist, im Protoplasma der Bakterienzelle irgend welche Strukturelemente zu beobachten, wie man sie in den Zellen anderer Wesen vielfach gesehen und mit mehr oder weniger Recht zu bestimmten Funktionen der lebenden Zelle in Beziehung gesetzt hat. Nach Erledigung dieser Aufgabe wenden wir uns (im nächsten Kapitel) der Frage zu, wie es denn mit jenen seit langer Zeit bekannten Organen des Protoplasmas höherer Pflanzen, dem Zellkern und den Chromatophoren (Chlorophyllkörnern) bei den Bakterien bestellt ist, und welcherlei Reservestoffe man in Form von Körnchen oder Tröpfchen bei den verschiedenen Spaltpilzarten nachgewiesen hat.

Zuerst ist zu erwähnen, daß man in vielen Fällen am Bakterienprotoplasma, kurz gesagt, gar nichts sieht; es sieht aus wie eine klare Flüssigkeit. Sehr häufig ist dasselbe aber auch körnig. Schon bei der Amöbe sahen wir massenhaft Körnchen in demselben, ja man benennt sogar das Protoplasma, soweit es solche Körnchen beherbergt, als Körnchenplasma, im Gegensatz zu den Randpartien, die körnchenfrei zu sein pflegen, und darum homogen und durchsichtig. Man faßt solche Körnchen auch als Mikrosomen zusammen; über ihre Bedeutung ist nichts bekannt, nur soviel über jeden Zweifel erhaben, daß es sehr heterogene Dinge, zum Teil auch Reservestoffe sind, die unter dieser Flagge segeln, z. T. wohl auch kleine Vakuolen. In der Bakteriologie hat sich der Name nicht eingebürgert; man sucht vielmehr, wenigstens neuerdings, alles, was man an körnigen Einschlüssen sieht, nach Kräften

genau zu definieren, so schwer diese Aufgabe auch sein mag und soweit in der Ferne auch eine allseitig genügende Behandlung derselben noch liegen mag. Wir wollen, wie oben erwähnt, auf diese Körnchen, soweit man ihre Natur erkannt hat oder erkannt zu haben glaubt, erst später nach Behandlung des Protoplasmas eingehen. Zum Teil verstecken sich unter den Mikrosomen wohl auch Gebilde, die man als körnige oder fädige Strukturen in der Zelle von Tieren und auch Pflanzen früher nachgewiesen, neuerdings genauer studiert und unter den Namen Chondriosomen (Plastochondrien) zusammengefaßt hat. Dieselben sind in embryonalen tierischen Zellen zu beobachten, und es bilden sich im Laufe der Entwicklung die Differenzierungsprodukte der Zelle, Muskel- und Nervenfasern usw., aus ihnen heraus[1]). Bei den Pflanzen gelten sie als die Anlagen der Chlorophyllkörner. Von Gebilden, die mit Chondriosomen identifiziert werden könnten, hat man bisher im Bakterienprotoplasma zwar nichts wahrgenommen, wohl aber Körnchen, die man[2]) gleichzustellen geneigt ist mit den sog. „Plasmosomen", die „wichtige Strukturelemente des Protoplasmas" tierischer Zellen darstellen sollen; diese „Plasmosomen" werden nun teilweise wiederum für „Chondriosomen" gehalten. Wenn wir das hier kurz erwähnt haben, so liegt der Grund dafür darin, daß die Chondriosomenforschung jetzt im Aufblühen begriffen ist und es darum, nach früheren Erfahrungen zu schließen, nicht unwahrscheinlich ist, daß bald einmal auch in der Bakterienzelle zweifelhafte Strukturen als solche Chondriosomen gedeutet werden könnten[3]).

Haben wir somit gehört, daß das Bakterienprotoplasma entweder klar durchsichtig oder körnig ist, so ist nun noch hinzuzufügen, daß man in vielen Fällen, wie bei den Zellen vieler anderer Wesen, so auch bei denen der Bakterien, auch eine wabige oder alveoläre Struktur beobachten konnte. D. h. nicht nur der Zellsaft oder eine geringe Zahl größerer oder kleineren Vakuolen ist vorhanden, sondern das ganze Protoplasma ist von einer Unzahl kleiner, sich gegenseitig abplattender und nur durch dünne Protoplasmalamellen getrennter Vakuolen durchsetzt. Sind diese Vakuolen außerordentlich klein, so hat man den Eindruck, als seien sie kleine Körnchen; sagten wir doch oben schon, daß manche „Mikrosomen" wohl de facto kleine Vakuolen seien. Auf diese Wabenstruktur hat man viel Wert gelegt und sie als charakteristisch für alle lebendige Substanz gehalten. Man hat jede der kleinen Vakuolen

1) Meves, F., Arch. f. mikr. Anat., 1908, Bd 72, S. 816.

2) Ernst, A, B C II, 1911, Bd. 8., S. 1.

3) Guilliermond konnte (1911) in den von ihm darauf hin untersuchten Bakterien keine Chondriosomen finden.

als besondere Werkstatt der einzelnen Zelle angesehen und so zu erklären versucht, daß innerhalb des beschränkten Raums einer Zelle so viele verschiedene Stoffumwandlungen, ohne sich gegenseitig in ihrem Ablauf zu stören, vor sich gehen können. Wie erwähnt, hat man bei bestimmten Bakterien, z. B. dem großen im Darm der Küchenschabe lebenden *Bac. Bütschlii* und vielen anderen, solche Wabenstruktur außerordentlich deutlich wahrnehmen können, und zwar ohne besondere Präparation, an der lebenden Zelle. Daß aber dieser Struktur wirklich die große Bedeutung zukommt, die ihr mancherseits zugeschrieben wurde, ist unwahrscheinlich, da man gefunden hat, daß viele Bakterien solche Wabenstruktur nur im alternden Zustand, z. B. kurz vor der Sporenbildung zeigen, während im jugendlichen Zustand das Protoplasma homogen erscheint.

Auch hat sich gezeigt, daß man in der Lage ist, solche Wabenstruktur künstlich zu erzeugen in dem bis dahin homogenen Protoplasma[1]). Wenn man z. B. den *Bac. mycoides*, das ist jener durch seine mit Ausläufern versehene Kolonien charakterisierte „Wurzelbazillus" in Fleischbrühe heranzüchtet und in Wasser überträgt, oder ihn mit sehr verdünnten Laugen behandelt, so wird das vorher homogen erscheinende Protoplasma schaumig; es handelt sich dabei wahrscheinlich um einen jener oben genannten Entmischungsvorgänge, indem das Protoplasma sich derart sondert, daß die Wände der Waben aus festeren, der Inhalt aus mehr flüssigen Teilchen besteht. Solche und ähnliche Beobachtungen weisen klar darauf hin, daß der wabige Bau nur ein Zustand des Protoplasmas ist. „Der für die lebende Substanz wesentliche, sie charakterisierende Bau dürfte in den Wabenwänden verborgen sein."

Bei höheren Pflanzen hat man, wie wohl allgemein bekannt ist, Strömungs- und ähnliche Bewegungserscheinungen im lebenden Protoplasma nachgewiesen als Zeichen für den lebenden Zustand und nebenbei auch für die fast flüssige Formart desselben. Bei Bakterien hat[2]) man nur in einem Fall Strömungserscheinungen nachweisen können, nämlich in der Zelle des *Bac. Bütschlii* in bestimmten Entwicklungsstadien, und die Richtigkeit dieser Beobachtung wird überdies von anderer Seite[3]) in Zweifel gezogen. Zwar hat man außerdem in einer Zahl von Fällen Bewegungen kleinster Körnchen im Innern des Bakterienprotoplasmas wahrgenommen, indes dürfte es sich dabei lediglich um die schon mehrfach genannte Brownsche Molekularbewegung gehandelt haben, die man

1) Degen, A., Bot. Ztg., 1905, Bd. 63, S. 163.
2) Schaudinn, F., Arch. f. Prot.kunde, 1902, Bd. 1, S. 306.
3) Meyer, A., Bot. Ztg. 1907, Bd. 61, 2. Abt., S. 1.

ebensogut an toten Gebilden, z. B. den Fettröpfchen in der Milch, unter dem Mikroskop beobachten kann. Verschiebungen langsamerer Art innerhalb des Protoplasmas, durch welche Reservestoffe transloziert werden, sind natürlich schon aus theoretischen Gründen unerläßlich.

Soweit die mikroskopische Untersuchung des Protoplasmas In chemischer Beziehung ist dasselbe, wie schon mehrfach erwähnt, wenigstens im wachsenden Zustand sehr wasserhaltig, im ruhenden, wie es uns später, z. B. in den Sporen, entgegentreten wird, ist es von festerer Konsistenz. Einen wesentlichen Anteil an seinem Aufbau haben Eiweißkörper und zwar, im Gegensatz zu früheren Angaben, echte Eiweißkörper, welche die typischen Eiweißreaktionen geben und gleiche elementare Zusammensetzung aufweisen. Man hat solche aus *Bact. pyocyaneum*, *pneumoniae*, sodann aus *Bac. subtilis* dargestellt, z. B. aus letzterem einen zu den Globulinen gehörigen Eiweißkörper, zu welchen auch das Reserveeiweiß der Samen vieler höherer Pflanzen zu rechnen ist. — Zu den charakteristischen Spaltungsprodukten des Eiweißes gehören die dem Chemiker und Physiologen als Aminosäuren bekannten Stoffe; auch solche, und zwar bestimmte Diaminosäuren hat man nachgewiesen, nämlich im Tuberkelbazillus.[1]) Außerdem finden sich Stoffe, die erst bei Spaltung Eiweißkörper liefern, die phosphorhaltigen Nukleoproteide. Man kann diese schon unter dem Mikroskop bei Einwirkung geeigneter Reagentien von gewöhnlichen Eiweißkörpern unterscheiden dadurch, daß man die Zellen mit Magensaft behandelt, der zwar die Eiweißkörper, aber nicht die Nukleoproteide vollständig herauslöst. Chemisch sind sie dadurch gekennzeichnet, daß sie sich spalten lassen in Eiweiß und Nukleinsäure, die ihrerseits als Spaltungsprodukte Phosphorsäure, dann die sog. Purinbasen und endlich Pentosen, d. h. bestimmte Kohlenhydrate, liefert. Das Vorkommen von Nukleoproteiden oder doch von Stoffen, die mit Rücksicht auf ihre Spaltungsprodukte als mit ihnen verwandt betrachtet werden dürfen, wurde zuerst für den Heubazillus[2]) wahrscheinlich gemacht; dann gelang es, in einem „Trinkwasserbazillus", einem langen, unbeweglichen Stäbchen, die charakteristischen Spaltungsprodukte von Nukleoproteiden, d. h. Purinbasen, nachzuweisen[3]); hierauf wurden aus Kulturen von Pest- und Cholerabakterien Nukleoproteide dargestellt, ferner aus einem dem *Bac. ramicida* ähnlichen Spaltpilz.[4]) Auf andere Weise konnten sie aus *Bact. pyo-*

1) Lit. bei Kruse, W., Mikrobiologie, Leipzig 1910, S. 72.
2) v. d. Velde, G., Ztsch. f. physiol. Chemie, 1884, Bd. 8, S. 367.
3) Nishimura, Arch. f. Hyg., Bd. 18, S. 325.
4) Galeotti, G., Ztschr. f. physiol. Chemie, 1898, Bd. 25, S. 48.

cyaneum [1]), *Bac. megaterium*, *anthracis* und Staphylokokken gewonnen werden.[2]) Das Nukleoproteid aus *Bact. pyocyaneum* enthielt z. B. 52,7% Kohlenstoff, 6,9% Wasserstoff, 16,5% Stickstoff, 2,1% Phosphor, 1% Schwefel. Über das Vorkommen solcher Stoffe im *Bact. tuberculosis* existiert eine ganze Literatur. Auch im Diphtherieerreger hat man Nukleoprotoide bzw. ihre Spaltungsprodukte gefunden.[3]) (Über das Volutin vgl. Kapitel V.) Sonst nehmen am Bau des Protoplasmas noch die verschiedensten Stoffe teil; es ist schwierig oder, richtig gesagt, ganz unmöglich, überhaupt zu entscheiden, welche von diesen Stoffen — das gilt auch für die eben genannten Eiweißstoffe — wirklich Bausteine des lebenden Protoplasmas sind, welche andererseits nur aufgespeicherte Reservestoffe; wir können kurz sagen, es ist unmöglich, sicher zu entscheiden, was lebt und was tot ist, um so weniger als nach der Ansicht mancher Forscher die lebende Substanz selbst in einem dauernden Zerfall und Wiederaufbau begriffen ist. Diese überaus flüchtigen Hinweise auf die Protoplasmachemie müssen hier genügen. Wir stehen erst im ersten Anfang derselben, manche der eben genannten Befunde sind auf Grund von Analysen von nicht ganz einwandfreiem Material gewonnen und sind noch nicht dem sicheren Besitzstand der Bakteriologie zuzurechnen.

1) Krawkow, zit. nach Iwanow.
2) Iwanow, K. S., Hofmeist. Beitr. 1902, Bd. 1, S. 524.
3) Lit. bei Kruse, W., Mikrobiologie, Leipzig 1910, S. 67.

Kapitel IV.

Morphologie der Bakterienzelle, II. Der Zellkern.

Wir haben bisher von dem Protoplasma zwar als von einem sehr komplizierten, aber doch einheitlichen Körper gesprochen; da ist es nun an der Zeit, daß wir im folgenden genauer auf eine Frage eingehen, die wir oben nur flüchtig gestreift haben: bei höheren Pflanzen gliedert sich die lebende Substanz in das Protoplasma im engeren Sinn, das sog. Cytoplasma, auch Zellenleib, genannt — dessen Struktur ist es, die wir im vorigen Abschnitt besprochen haben —, sowie in den Zellkern (Nucleus) und die Farbstoffträger (Chromatophoren), welche letztere allerdings den Pilzen abgehen. Zellkern und Farbstoffträger haben wir als wichtige Organe des Protoplasmas zu betrachten — sie werden auch „Organellen" der Zelle im Gegensatz zu den Organen des ganzen Körpers genannt —, weil sie nicht vom Cytoplasma je nach Bedarf gebildet werden, gelegentlich wieder verschwinden, um abermals neu gebildet zu werden, weil sie vielmehr ständige, wesentliche Bestandteile der Zelle sind, die stets von ihresgleichen abstammen, d. h. sich nur durch Teilung vermehren, und so von der Mutterzelle auf die Tochterzellen übergehen. Das haben wir ja schon früher bei der kurzen Behandlung der Amöben, Flagellaten usw. vernommen. Wie steht es nun mit diesen protoplasmatischen Organen bei den Spaltpilzen?

Wir nehmen die Chromatophoren vorweg, da wir sie in Kürze abmachen können. Man hat sie bei den Bakterien ebensowenig wie bei andern Pilzen nachweisen können. Immerhin wollen wir hier kurz bemerken, daß man gelegentlich an geeigneten Standorten, z. B. auch in Heuinfusen, zur Zeit, da die Mineralisierung im besten Gang ist, kleine, grüne Zellen von Form und Größe der Bakterienzellen beobachten kann, Zooglöen von grünen, äußerst kleinen Kokken, Stäbchen, schleimige Knäuel von sehr dünnen Fäden usw. Man hat sie auch geradezu als „grüne Bakterien" bezeichnet, freilich nicht ohne damit

1) Winogradsky, S., Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Bakt., Leipzig 1888, S. 44.

auf Widerstand gestoßen zu sein [1]), und das nähere Studium derselben wäre sehr verdienstlich, da es sich doch vielleicht um sehr interessante chlorophyllführende Parallelformen, d. h. um Verwandte der Spaltpilze, handeln dürfte, die den Algen zuzuzählen sind. Ferner hat man, u. zw. auf Java grün gefärbte kugel-, stäbchen- und schraubenförmige Zellen, die z. T. beweglich sind, z. T. auch, soweit es sich um Stäbchen handelt, Sporen führen, von Bakteriengröße nachgewiesen, die am Licht, wie Chlorophyllpflanzen, Sauerstoff ausscheiden. Doch waren Chlorophyllkörner nicht zu entdecken, vielmehr durchtränkte der Farbstoff das Protoplasma gleichmäßig.[2]) Endlich sind uns selbst in Infusen, die mit Ostseealgen und Ostseewasser angesetzt wurden, nicht selten grüne Zooglöen, die aus sehr kleinen runden Zellen von knapp 1 μ Durchmesser bestanden, entgegengetreten. Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei kurz erwähnt, daß man auch sonst von grünen Bakterien gesprochen hat, dabei aber an gewöhnliche Spaltpilze dachte, die grüne Farbstoffe ausscheiden, welche mit dem Chlorophyll der höheren Pflanzen bestimmt keinerlei Verwandtschaft besitzen.[3])

Wichtig und heiß umstritten ist die Frage, ob die Bakterienzelle einen Zellkern besitzt oder ob sie kernlos ist. Diese Frage kann nicht mit wenigen Worten abgetan werden, wir müssen etwas länger bei ihr verweilen und zunächst uns einmal im Flug vorführen, was man über Gestalt und Bedeutung des Zellkerns höherer Pflanzen beobachtet und gedacht hat, — ausdrücklich sei jedoch bemerkt, daß bei andern, zumal niedriger organisierten Wesen der Kern ganz anders aussehen, und auch die gleich zu schildernde Kernteilung ganz abweichend verlaufen kann.

Es handelt sich — das Allerwesentlichste haben wir ja schon in kürzester Kürze oben in der Einleitung gesehen —, um ein in Einzahl oder auch in Mehrzahl im Cytoplasma liegendes Körperchen, das aus einem Gerüstwerk, dem sog. Kerngerüst, besteht, dessen Substanz man Linin getauft hat, welchem kleine Körnchen eingelagert sind, die man darum, weil sie zumal nach zweckentsprechender Abtötung gewisse Farbstoffe, z. B. Karmin oder Methylgrün — basische Farbstoffe —, aufspeichern, als Chromatinkörnchen bezeichnet, ihre Substanz als Chromatin. (Wir führen die Terminologie hier nur insoweit an, als es zum Verständnis der bakteriologischen Zellkernliteratur unbedingt erforderlich ist.) Außerdem findet man noch das oder die Kernkörperchen im Kern vor, und dieser ist durch die sog. Kernwand vom Cytoplasma getrennt.

1) Molisch, H., Die Purpurbakterien, Jena 1910.
2) Ewart, A. J., Ann. of bot. 1897, Bd. 11, S. 486.
3) Vgl. Dangeard, P. A., B. C. II, 1910. Bd. 26, S. 81, dort frühere Lit.

Die hohe Bedeutung des Zellkerns für die Zelle, die Notwendigkeit, daß seine Substanz möglichst gleichmäßig bei der Zellteilung von der Mutter- auf die Tochterzellen verteilt werde, leuchtet ein bei der mikroskopischen Betrachtung der Kernteilung, die im allgemeinen sehr kompliziert verläuft, und zwar bei den höheren Pflanzen, ganz und gar schematisch betrachtet, etwa folgendermaßen: Aus dem Kerngerüst bilden sich Fäden heraus, die ebenfalls basische Farbstoffe intensiv speichern und deshalb Chromosomen genannt werden. In diesen haben sich die Chromatinkörner in Form von Querscheiben, getrennt von Linin, angesammelt und aneinandergereiht, daher ihre starke Färbbarkeit. Jedes dieser Chromosomen erfährt nun eine Längsteilung; sie sammeln sich dann in einer Ebene, in der später bei der Zellteilung, die der Kernteilung folgen wird, die neue Zellhaut ausgespannt wird, an. Nun rücken die zwei Hälften jedes Chromosoms auseinander; so entstehen bald in einigem Abstand voneinander zwei Knäuel von halbierten Chromosomen, die sich zu zwei Tochterkernen umbilden, indem sie allmählich wieder die Gestalt des Kerngerüstes annehmen, wie wir es im Mutterkern beobachtet haben. Kurz erwähnen wir noch, ohne uns in irgendwelche Einzelheiten einzulassen, daß sich während der Kernteilung noch eine spindelartige Figur aus dem Cytoplasma herausdifferenziert, die aus senkrecht zur Teilungsebene orientierten Fasern besteht, und die, wie man annimmt, an der eben geschilderten Verlagerung der Chromosomen aktiv beteiligt ist. Man nennt sie die achromatische Kernfigur. Bei Blütenpflanzen pflegt meistens auf die Kernteilung die Zellteilung zu folgen, indem sich die neue Zellwand mitten zwischen den Tochterkern in hier nicht weiter zu schildernder Weise quer ausspannt. Bei niedrigen Gewächsen, und zwar bei solchen, die vielkernige Zellen haben, ist die Zellteilung von der Kernteilung zeitlich unabhängig.[1])

Da sich nur in seltenen Fällen der Kern in nicht so komplizierter Weise, nämlich durch einfache Durchschnürung, teilt, ist er, abgesehen von seinem Bau im ruhenden Zustand, zumal eben durch die Art und Weise seiner Teilung, ein in gestaltlicher Beziehung außerordentlich gut charakterisiertes Gebilde in der Zelle. Heiß umstritten aber ist in vieler Beziehung die Frage nach der Bedeutung des Zellkerns für das Leben der Zelle. Da er, von einigen wenigen Ausnahmen abgesehen, keiner lebenden Zelle höherer Wesen fehlt, so kann man sagen, daß bei diesen die Lebenstätigkeit eng an die Wechselwirkung zwischen den beiden Systemen Kern und Zellenleib gebunden ist, oder auch, daß der Kern ein wichtiges Zentralorgan sei, das in steter Wechselwirkung mit

1) Näheres z. B. bei Strasburger, E., im Lehrb. d. Bot. 1910, 10. Aufl.

dem Cytoplasma die Ernährung und das Wachstum der Zelle dirigiere, wobei allerdings die Allgemeinheit derartiger Redewendungen die vielen Lücken unserer Einzelkenntnisse in diesen Fragen nur ungenügend verdeckt. Eine besonders maßgebende Bedeutung aber wird ihm für die Vererbungserscheinungen zugeschrieben.[1]) Man stellt sich vor, daß die im ruhenden Kern unregelmäßig gelagerten verschiedenen „Erbeinheiten" bei der Teilung in den Chromosomen reihenförmig angeordnet werden, so daß bei der Spaltung der Chromosomen ebenfalls jede Erbeinheit gespalten und zur Hälfte der einen, zur Hälfte der andern Tochterzelle überwiesen wird: so verteilt sich die Erbmasse gleichartig auf beide Tochterzellen. Auf ihrem Übergang von der Mutterzelle auf die Tochterzelle beruht deren Befähigung, die für die Art charakteristischen Merkmale zur Entfaltung zu bringen, oder in Form von Merkmalsanlagen (Erbeinheiten) wieder auf ihre Nachkommen zu vererben.

Dabei bleibt es ganz zweifelhaft, wie wir uns die Wirkungsweise der Kerne als Träger der Erbmasse vorzustellen haben, ob es Kraftzentren sind, von denen Anstöße irgendwelcher Art ins Cytoplasma strahlen und dies zu spezifischer Ausgestaltung veranlassen, das wäre eine „dynamische" Vererbungstheorie, oder ob stoffliche Einwirkungen stattfinden, ob Teilchen vom Kern ins Cytoplasma wandern und ihrerseits dort gestaltend tätig sind; in welcher Weise, das bliebe natürlich auch dann noch ganz zweifelhaft.

Da im übrigen die Anschauung, daß der Kern der Vererbungsträger sei, wesentlich entwickelt wurde bei dem Studium der Vererbungserscheinungen höherer mit Geschlechtlichkeit begabter Wesen, und in erster Linie sich stützt auf die Art und Weise, wie deren Geschlechtszellen sich ausbilden, so wollen wir diese Fragen hier nicht weiter verfolgen, um so weniger, als nur eine sehr eingehende Behandlung dieses Gegenstandes dem Vorwurf der Oberflächlichkeit entgehen könnte. Mit Rücksicht darauf, daß wir in den folgenden Ausführungen nicht selten mit dem Begriff des Chromatins in der Bakterienzelle operieren müssen, wollen wir nur noch betonen, daß es ein Mißverständnis wäre, wollte man die Begriffe „Erbmasse" und „Chromatin" gleichstellen. Die Chromatin*menge* einer höheren Zelle ist von den jeweiligen Lebensbedingungen abhängig; sie steht wohl sicher in Beziehung zu den Leistungen des Kerns im Stoffwechsel der Zelle, nicht nur zu seiner Bedeutung als Vererbungsträger.

Wir hoffen hiermit deutlich gemacht zu haben, daß die Frage,

1) Vgl. die zusammenfassende Darstellung bei Strasburger, E., Histol. Beitr. 1909, Heft 7, S. 111.

ob bestimmte Mikroben keinen Zellkern haben, während er doch bei andern Wesen eine so gewaltige, wenn auch nicht recht scharf zu definierende Rolle spielt, von großem wissenschaftlichen Interesse ist.

Ehe wir zur Diskussion dieser Frage nach dem Zellkern in der Bakterienwelt schreiten, erwähnen wir noch kurz, daß im Zellkern höherer Wesen, die schon als Bestandteile auch des Cytoplasmas genannten, im Magensaft nicht restlos verdaulichen phosphorhaltigen Eiweißkörper, die Nukleoproteide, in großer Menge nachweisbar sind, auch durch mikrochemische Methoden, also offenbar wichtige Bausteine desselben vorstellen.

Will man nun nach Zellkernen in der Bakterienzelle suchen, so wird man zuerst darauf ausgehen, dieselben in der lebenden Zelle nachzuweisen. Doch wird man damit nicht sehr weit kommen[1]), wird vielmehr genötigt sein, ebenso, wie bei der genaueren Betrachtung des Kernbaues höher organisierter Wesen, die Zellen zuerst in geeigneter Weise abzutöten und zu färben, um Feinheiten im Bau derselben zu erkennen. Wir tun darum gut, hier zuvörderst einen kurzen Exkurs über einige in der Bakteriologie übliche Färbemethoden zu geben.

* * *

Falls es nur darauf ankommt, die äußere Form der Bakterienzelle genau zu erkennen, genügt meistens die sog. Durchfärbung der Bakterien. Man streicht zu diesem Ende ein Tröpfchen bakterienhaltiger Flüssigkeit auf das Deckgläschen, läßt, gegen Staub geschützt, antrocknen, zieht dann das Deckgläschen dreimal durch die Flamme, um die Bakterien am Deckglas zu „fixieren“, und gießt dann die wässerige Lösung eines geeigneten Farbstoffes, z. B. Fuchsin, Methylviolett usw., auf. Um die Färbekraft zu erhöhen, kann man erwärmen. Auch wendet man zu gleichem Zweck statt der wässerigen Lösung andere an. Man kann z. B. Fuchsin in verdünnter Karbolsäure, sog. Karbolfuchsin, verwenden oder Methylviolett, gelöst in einer gesättigten wässerigen Anilinlösung, sog. Anilinwasser-methylviolett verwenden. Nach beendeter Färbung wird die Lösung abgespült und das Präparat in Wasser betrachtet, oder aber erst getrocknet und dann in Medien von starkem Lichtbrechungsvermögen, z. B. Kanadabalsam, eingeschlossen. So treten die Bakterienzellen als gefärbte Kugeln, Stäbchen, Schrauben sehr deutlich in die Erscheinung; von strukturellen Eigentümlichkeiten, Einschlüssen pflegt

1) A. Meyer, Arch. f. Protk. 1911, Bd. 24, S. 76 konnte auch mittels der Dunkelfeldbeleuchtung in der lebenden Bakterienzelle die Körnchen, die er nach Fixierung und Färbung beobachtet und als Zellkerne deutet (vgl. unten), nicht sehen.

aber wenig zu sehen zu sein. So ist diese Methode hauptsächlich zum deutlichen Erkennen der äußeren Form sehr in Schwung, zumal auch in der medizinischen Bakteriologie, ja man darf wohl sagen, daß es viele Jünger der Wissenschaft gibt, die Bakterien im durchgefärbten Zustand sehr häufig, im lebenden aber nur recht selten betrachtet haben. — Viel benutzt wird auch die sog. Gramsche Färbung, zumal zur Unterscheidung von Arten, die man auf Grund der bloßen Betrachtung ihrer Form nur schwer auseinanderhalten kann. Färbt man, wie oben erläutert, die Bakterien mit Anilinwassermethylviolett, und behandelt sie dann mit Jodlösung, hierauf mit absolutem Alkohol, so werden durch diesen die einen Arten, die sog. gram-negativen, entfärbt, die andern, die gram-positiven, halten den Farbstoff in ihren Zellen fest. Neuere Untersuchungen weisen nach, daß man zur Speziesunterscheidung die Gramsche Methode nur heranziehen kann, wenn man stets gleiche Entwicklungszustände vergleicht. — Es hat sich gezeigt, daß von verschiedenen sporenbildenden Formen diejenigen, welche auch sonst sich nahe stehen in morphologischer und physiologischer Beziehung, sich gegenüber der Gramschen Färbung ähnlich verhalten.[1]) Allerdings liegen auch Angaben vor, nach welchen gewisse Milchsäurebakterien gram-negativ werden, wenn man sie häufig auf frische Nährböden überimpft[2]), und ähnliche Angaben über den Einfluß der Ernährung (Fettzufuhr usw.) auf das Verhalten gegenüber der Gramschen Methode fehlen nicht. Die Frage, auf welcher Eigenschaft des Bakterienprotoplasmas die Gramfestigkeit beruht, ist noch nicht spruchreif. Die einen Forscher sehen in der Gramfestigkeit den Ausdruck einer großen Dichte des Protoplasmas. Von anderer Seite ist darauf hingewiesen worden, daß die gram-positiven Bakterien meistens gleichzeitig plasmolysierbar sind, die gram-negativen nicht.[3]) Auch sollen die Gram-positiven „trypsinfest" sein, d. h. bei erhöhter Temperatur nicht so leicht durch das Enzym Trypsin aufgelöst werden. Endlich hat man den Gehalt der Gram-positiven an Lipoiden (d. h. Fetten, u. a. ätherlöslichen Bestandteilen der Zelle, wie Lezithanen, Cholesterin, s. u.) für diese Eigenschaft verantwortlich zu machen versucht.[4])

Von Säurefestigkeit der Bakterien, bzw. bestimmter Einschlüsse derselben, redet man dann, wenn die betr. Bakterien bzw. die Einschlüsse den Farbstoff, z. B. Fuchsin, auch nach Abspülen in verdünnter Säure festhalten. Wird sodann auch durch Alkohol der Farbstoff nicht aus-

1) Neide, E., B. C. II, 1904, Bd. 35, S. 508.
2) Kuntze, W., B. C. II, 1908, Bd. 21, S. 737.
3) Brudny, V., B. C. II, 1908, Bd. 21, S. 62.
4) Eisenberg, P., B. C. I, Or., 1910, Bd. 56, S. 193, dort. Lit.

gezogen, so redet man von Alkoholfestigkeit. Der Tuberkelbazillus und der sog. Timotheebazillus sind z. B. sowohl säure- wie alkoholfest, andere ähnliche Formen, mit denen sie wohl verwechselt werden könnten, nur säurefest. Die Säurefestigkeit des Tuberkel- und Timotheebazillus soll auf dem Vorhandensein eines Stoffes im Protoplasma beruhen, der kein Fett und kein Eiweiß ist, sich in 80% Alkohol, in Äther, in ½% Salzsäure löst und durch Eau de Javelle zerstört wird.[1]) Säurefest sind auch die Endosporen aller Bakterien; nach Angaben und Bildern in der Literatur[2]) zu schließen sind aber auch leere Sporenhäute säurefest. Die Säurefestigkeit der Sporen müßte, sollen diese Angaben zutreffen, andere Ursachen haben als die des Tuberkelbazillus. Im vegetativen Zustand sind die allermeisten Bakterien aber nicht säurefest. Dabei ist beachtenswert, daß einige Formen, z. B. *Bac. tumescens, ruminatus, mycoides* u. a. (sämtlich fettspeichernde Formen, was für spätere Ausführungen wichtig ist,) als Keimstäbchen säurefest sich erweisen.[1])

Die Methode des Antrocknens und Färbens der Bakterien ist offenbar eine recht rohe, ihre Schwächen werden nur durch die geringe Größe der Bakterienzelle bis zu gewissem Grad verdeckt, und wer mit Zellen höherer Pflanzen arbeitet, würde sie geradezu als barbarisch perhorreszieren. Der Bakteriologe wird u. a. zumal darauf zu achten haben, daß Messungen an angetrockneten und gefärbten Bakterienzellen fast immer andere Werte ergeben als an lebendem Material; es muß daher bei genaueren Angaben — streng genommen — immer angegeben werden, ob die Messungen an lebendem oder totem Material vorgenommen wurden. Bei feineren Untersuchungen über den Bau der Bakterienzelle, zumal auch bei der Jagd nach Zellkernen, muß man dieselben bewährten Methoden anwenden, welche die Untersuchung höher organisierter Wesen gelehrt hat.

Zuerst werden zu diesem Behuf die Bakterien in einem geeigneten Fixiermittel abgetötet, z. B. in Chromosmiumessigsäure, Sublimateisessig, Formalin o. ä., dann wird das Fixiermittel ausgewaschen und werden die Farblösungen zur Einwirkung gebracht. Dabei achtet man darauf, daß sie nur so lange wirken als nötig, daß also nur die Bestandteile, auf die es ankommt, den gewünschten Färbungsgrad zeigen. Nötigenfalls wird durch geeignete Mittel der überschüssige Farbstoff wieder ausgezogen, und endlich werden die Bakterien, wie das oben geschildert, in Kanadabalsam oder einem andern geeigneten Einschlußmittel untersucht. Es sei mit Rücksicht auf die gleich folgenden Aus-

1) Grimme, A., B. C. I, Or., 1902, Bd. 32, S. 1.
2) Fischer, Alfr., Vorl. üb. Bakt., 2. Aufl., S. 40.

führungen noch erwähnt, daß die Methode der Eisenhämatoxylinfärbung auch auf dem Gebiet der Bakteriencytologie gute Dienste geleistet hat. Hierbei werden die Bakterien mit Chromosmiumessigsäure fixiert, mit Hämatoxylin überfärbt und dann mit einer Eisensalzlösung so lange behandelt, bis der erwünschte Färbungsgrad erreicht ist. Einfacher, wenngleich wohl weniger sicher zum Ziel führend ist die Methode, das Fixier- und Färbemittel gleichzeitig wirken zu lassen; gelegentlich verwendet man mit gutem Erfolg eine Lösung von Fuchsin in Formol. Manchmal empfiehlt es sich auch, Doppelfärbung anzuwenden. Hat man z. B. gewisse körnige Einschlüsse des Cytoplasmas in geeigneter Weise, etwa blau, gefärbt, so kann man durch nachherige Anwendung eines anderen, etwa roten Farbstoffs, auch das Cytoplasma färben und deutlicher hervortreten lassen. Es braucht kaum betont zu werden, daß diese nach „allen Regeln der Kunst" gefärbten Bakterienzellen ganz andere, wissenschaftlich besser verwertbare Bilder liefern als jene angetrockneten und durchgefärbten; es braucht aber erst recht nicht betont zu werden, daß eine möglichst eingehende Kontrolle derselben durch Studium der lebenden Zelle unter allen Umständen nötig erscheint. Denn Fixiermittel können vielfach jene schon genannten Entmischungsvorgänge in der kolloidalen Lösung des Protoplasmas hervorrufen, alveoläre Strukturen vortäuschen, die im Leben nicht vorhanden zu sein brauchen, auch Fällungen im Cytoplasma bewirken, die sich dann stark färben können und so die Existenz von Dingen vortäuschen, die gleichfalls in der lebenden Zelle fehlen. Also können auch bewährte Fixier- und Färbemittel nur in der Hand eines kritischen und geübten Forschers gute Resultate geben.

Noch ein Wort über den Wert der Färbung im allgemeinen: sie soll eigentlich in erster Linie die färbbaren Körnchen, Strukturelemente usw. nur deutlich hervortreten lassen, nicht aber, oder doch erst in zweiter Linie einen Schluß auf die chemische Beschaffenheit des gefärbten Gebildes gestatten. Der Kern, und zwar das Chromatin der höheren Zellen, färbt sich, wie oben gesagt, intensiv mit basischen Farbstoffen. Körnchen oder ähnliche Gebilde der Bakterienzelle, die sich ebenso verhalten, dürfen wir um keinen Preis darum allein schon für Kerne halten, höchstens auf Grund dieses Verhaltens sagen, sie könnten Kerne oder Teile derselben sein. Färben sie sich aber anders, als wir das von Chromatin gewohnt sind, so wird man daraus auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit den Schluß ableiten können, daß die betr. Dinge mit Kernen nichts zu tun haben. Außer dem Verhalten gegen Farbstoffe sind darum unter allen Umständen auch andere Kriterien für die Kernnatur heranzuziehen.

Wir erwähnen endlich zum Schluß dieser technischen Ausführungen noch kurz, daß man auch mit Erfolg Farbstoffe auf die lebende Zelle einwirken lassen kann, z. B. Methylenblau in sehr verdünnter Wasserlösung, und so bestimmte Teile derselben färben, ohne die Zelle abzutöten.[1]) Man spricht dann von Lebendfärbung. Da immerhin vielfach die Zellen darunter leiden, jedenfalls in einen anomalen Zustand geraten, hat man für diese Methode auch den Namen „Krankfärbung“ [2]) in die Bakteriologie eingeführt. — Auf die Methoden der Sporen- und Geißelfärbung wollen wir erst eingehen, wenn wir diese Organe selbst etwas näher ins Auge fassen.

* * *

Bei einer Durchstöberung der großen Literatur über den Zellkern der Bakterien fällt es uns nun zunächst auf, daß die Meinungen der Forscher sehr weit auseinandergehen, und das hat verschiedene Gründe, die hier vorauszuschicken sich empfehlen dürfte. Zunächst ist die Annahme sehr naheliegend, daß die so verschieden gestalteten Bakterien sich auch in diesem so wichtigen Punkt nicht ganz gleich verhalten, es würde also von dem jeweiligen Untersuchungsobjekt abhängen, zu welchem Ergebnis man gelangt, und die Resultate der Untersuchung einer Art dürften nur mit größter Vorsicht verallgemeinert werden. Dann sind aber auch ganz andersartige Schwierigkeiten vorhanden, die der Untersuchung und eindeutigen Entscheidung dieser Frage hindernd im Wege stehen. Wie soll man überhaupt etwaige Gebilde, die man in der Bakterienzelle findet, als Kerne sicherstellen?

Daß färberisches Verhalten sehr trügerisch sein kann, haben wir eben erst ausgeführt, und auf Grund des mikrochemischen Nachweises, daß bestimmte Körnchen Nukleoproteide enthalten, diese nun ohne weiteres als Zellkerne anzusprechen, wie manche Forscher [3]) getan haben, geht auch nicht an, weil solche Stoffe auch im Cytoplasma vorkommen können, ev. als bloße Reservestoffe. Die Frage so zu entscheiden, daß man einfach aus der großen Wichtigkeit des Zellkerns für höhere Wesen die Notwendigkeit ableitet, in gewissen, häufig wiederkehrenden Körnchen der Bakterienzelle Kerne zu erblicken, ist natürlich erst recht unerlaubt, das wäre eine arge petitio principii. So bleiben nur die morphologischen [4]) Eigenschaften der Zellkerne als Charakte-

1) Ernst, A., B. C. II, 1902, Bd. 8, S. 1.

2) Meyer, A., Praktik. d. bot. Baktkunde, Jena 1903.

3) Rucicka, V., Arch. f. Hyg., 1904, Bd. 51. Dazu: Nemec, B., Ber. d. d. bot. G., 1908, Bd. 26a, S. 809.

4) Schaudinn, F., Arch. f. Prot.kunde. 1902, Bd. 1, S. 306.

ristika übrig, und es ist ja ganz sicher, daß Körnchen innerhalb der Bakterienzelle, an denen man einen gleichen oder ähnlichen Bau wie am Zellkern höherer Pflanzen entdecken, und an denen man die in so hohem Grad kennzeichnenden Teilungsbilder sehen würde, unbedenklich von jedermann als Kerne gedeutet werden würden. Das ist aber wegen der geringen Größe der Bakterienzelle unmöglich. Man kann ausrechnen, daß man an einem hypothetischen Zellkern der Bakterienzelle, der sich seiner Größe nach zu dem Ausmaß der Zelle verhalten würde wie der Zellkern einer höher organisierten Zelle zu deren Dimensionen, Einzelheiten des Baues nicht erkennen könnte; zumal würden etwaige bei der Teilung auftretende Chromosomen unter die Grenze der Sichtbarkeit fallen.[1])

So müßte man denn versuchen, und hat das auch getan (vgl. später), möglichst große Bakterien zur Untersuchung der Zellkernfrage heranzuziehen, z. B. bestimmte, geradezu riesenhafte Schwefelbakterien, doch bleibt dann der oben berührte Einwand, daß diese abweichenden Formen vielleicht anders organisiert sind als die Bakterien im engeren Sinn, die nun einmal über ein bestimmtes Größenmaß nicht hinausgehen, soweit wir bis heute wissen.

So bleibt bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nicht viel anderes übrig, als von den fraglichen Kernen der Bakterienzellen, vorausgesetzt, daß sie nicht allzusehr von den Kernen höherer Wesen abweichen zu „verlangen", daß sie in irgendwelcher Form in allen Stadien, jüngeren und älteren vegetativen Zellen, wie auch Sporen, nachweisbar sind, daß sie sich durch Teilung vermehren und von der Mutterzelle auf die Tochterzellen übergehen. Man müßte nach Möglichkeit, wenn auch nicht Feinheiten im Teilungsprozeß, so doch diesen selbst beobachten können. Auch müßten sie eine annähernd konstante Größe aufweisen (während andere Gebilde, z. B. Öltropfen, oder andere Reservestoffe bald größer, bald kleiner sein dürften). Fehlen aber derartige Gebilde oder sind sie nicht nachweisbar, so wird man die Frage nach dem Bakterienzellkern vorläufig für ungelöst erklären müssen.

Die folgende Behandlung der Zellkernfrage stützt sich nun in erster Linie auf die Untersuchung von stäbchenförmigen Spaltpilzen, die Sporen bilden, denn bei diesen „endosporen Bakterien" ist die Frage ganz besonders genau durchgearbeitet worden. Das hat einmal darin seinen Grund, daß diese Formen besonders typische Spaltpilze sind, wie später noch einleuchten wird, und hat sodann den Vorteil, daß bei ihnen ein Kriterium für die Zellkernnatur, das bei nicht sporenbildenden

1) Meyer, Arth., Flora, 1908, Bd. 98, S. 335.

fehlt, der Übertritt des Kerns in die Spore, seine Nachweisbarkeit also in allen Entwicklungsstadien, vorhanden ist. Dabei müssen wir allerdings auf die Frage nach dem Eingehen des als Zellkern gedeuteten Gebildes in die Spore erst später, wenn wir den Vorgang der Sporenbildung in seinen Einzelheiten studieren, nochmals zurückkommen und dadurch die Übersicht, die wir in den zunächst folgenden Ausführungen geben, in einem späteren Kapitel (VII) wesentlich vervollständigen.

Der heutige Stand der Frage ist nun etwa der folgende:

Eine Anzahl erfahrener Bakterienforscher[1]) vertritt den Standpunkt, daß die Bakterienzelle kernlos sei; weder ein typischer Kern noch ein anderes morphologisches Äquivalent für einen solchen sei vorhanden, oder, vorsichtiger ausgedrückt, bis jetzt nachweisbar gewesen. Sie sind der Ansicht, daß man auch bei vorsichtigstem und sorgfältigstem Beobachten und nach Aneignung einer großen Erfahrung von jenen Körnchen, die man bald deutlicher, bald weniger deutlich in dem Bakterienprotoplasma erkennen kann, doch keine mit Sicherheit als Zellkerne deuten, von etwaigen Reservestoffen oder ähnlichen Dingen bestimmt unterscheiden könne. Trifft diese Ansicht zu, und sollte nun wirklich der Zellkern den Bakterien fehlen, so müßte man also annehmen, daß sämtliche Lebensfunktionen von dem noch nicht in Cytoplasma und Zellkern gesonderten Protoplasma geleistet werden könnten. Vertritt man die Meinung, daß im Kern höherer Wesen Stoffe gestapelt sind, ohne die Leben überhaupt, auch bei Bakterien, nicht möglich sei, so müßte man annehmen, daß diese Substanzen im Spaltpilzprotoplasma so fein verteilt, „zerstäubt" sind, daß sie sich dem Nachweis entziehen. Man hat vorgeschlagen, Bakterienprotoplasma, bei dem man keine Zellkerne im Cytoplasma nachweisen kann, als „Amphiplasma"[2]) zu bezeichnen.

Auf einem gerade entgegengesetzten Standpunkte stehen diejenigen Forscher, die annehmen, daß die Bakterien Zellkerne besitzen, welche sich von denen höherer Pilze eigentlich nur dadurch unterscheiden, daß sie kleiner und aus diesem Grund auch nach geeigneter Färbung nur als kleine homogene Klümpchen sichtbar sind. Solche Anschauungen sind schon ziemlich früh vertreten worden; man hat z. B. zentral gelegene Körnchen, die sich mit Methylenblau intensiv färben, als Kerne angesprochen, will auch ihre Teilung in Form einer einfachen Durchschnürung gesehen haben[3]); soweit solche Angaben aber noch aus einer

1) Alfr. Fischer, Walter Migula.

2) Vgl. Swellengrebel, N. H., Ref. B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 241.

3) Vgl. z. B. Nakanishi, B. C., 1901; Wager, H., Ann. of bot., 1891, Bd. 5, S. 513.

Zeit stammen, in welcher man noch keine ernsthaften Versuche wagen konnte, die verschiedenartigen Einschlüsse der Bakterienzelle voneinander zu unterscheiden, ist ihnen keine weitere Beweiskraft zuzuerkennen. Zweifellos sind es zum guten Teil Reservestoffe, wohl auch stark färbbare Vakuolen, die als Kerne verzollt wurden.

Erst seitdem man gelernt hat, die körnigen oder tropfenartigen Einschlüsse der Bakterienzelle, wie das für die Zellen der höheren Pflanze schon längst üblich war, durch mikrochemische Methoden besser voneinander zu unterscheiden, verdienen solche Angaben über die Existenz von Kernen ernstere Beachtung, und derjenige Forscher[1]), der sich der ebengenannten Aufgabe — tunlichste Unterscheidung und Kennzeichnung der körnigen Einschlüsse der Bakterien — am energischsten gewidmet hat, sowie seine Schüler sind zu der Ansicht gelangt, daß es tatsächlich möglich sei, unter den verschiedenen Körnchen eines oder einige nachzuweisen, die man scharf von Reservestoffen unterscheiden und als Zellkern deuten kann. Die Frage, durch welche Methoden, Reagentien und Farbstoffe derartige Unterscheidung möglich sei, werden wir später bei Besprechung der verschiedenen Reservestoffarten der Bakterien noch eingehend zu erörtern haben. Wir wollen uns hier auf den Hinweis beschränken, daß die genannten Forscher entweder durch Einrühren der Bakterien in Formolfuchsin oder durch Färbung mit Rutheniumrot, welcher Farbstoff die Zellkerne höherer Pilze gleichfalls färbt, oder mit Hilfe der Eisenhämatoxylinmethode, oder endlich auch durch Lebendfärbung mit Methylenblau [2]), welcher Farbstoff bei Behandlung fixierter Zellen nicht zum Ziel zu führen scheint, ihre Resultate erhalten haben.

Auch Jodlösung färbt diese Körnchen dunkler als das Cytoplasma, und sogar im lebenden Zustand sind sie unter Umständen als lichtbrechende Körnchen sichtbar.[3]) Sie konnten nachgewiesen werden bei vielen endosporen Bakterien; so bei dem durch die interessante Zeichnung auf seiner Sporenhaut gekennzeichneten *Bac. asterosporus*, dem wichtigen *Bac. amylobakter*, der uns später noch in morphologischer und physiologischer Beziehung eingehend beschäftigen wird, und vielen andern, und zwar in jedem Entwicklungszustand der Zellen, sei es, daß man junge, von Reservestoffen noch fast freie Zellen untersuchte, sei es, daß ältere vor der Sporenbildung stehende Zellen beobachtet wurden, in denen diese Stoffe schon fast verbraucht waren. Auch tritt stets ein

1) Arthur Meyer.
2) Bredemann, G., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 1.
3) Vgl. nachtr. Anm. auf S. 111.

solches Gebilde in die Spore ein und wird dann bei deren Auskeimen in den jungen Keimstäbchen wieder sichtbar; darüber später genauere Angaben. Die Zellen mancher dieser Arten sind einkernig, die anderer mehrkernig, im letzteren Fall sind die Kerne stets gleich groß, was ja ebenfalls gegen ihre Natur als Reservestoffkörnchen spricht. Bei *Bac. tumescens*, einem von Möhren isolierten Bodenbakterium, waren in den Keimstäbchen ein bis zwei, in den schwärmenden Zellen meist mehr Kerne sichtbar (Abb. 31).

Abb. 31.
Zwei Zellen von *Bac. tumescens*, mit je 6 Kernen. Formol-Fuchsinpräparat. Sehr stark vergr. Nach Arthur Meyer.

Die wesentlichste Lücke in der Beweisführung dürfte die sein, daß es den Forschern der genannten Schule noch nicht gelungen zu sein scheint, die Teilung dieser als Kerne gedeuteten Gebilde mit Sicherheit zu beobachten, auch nicht in Form einer einfachen Durchschnürung. Zwar wird von andern Forschern, die sich der eben behandelten Meinung anschließen, gesagt, daß es in einigen Fällen möglich gewesen sei, zu beobachten, wie solche Kerne in zwei Tochterkerne zerfielen, und wie sich alsbald zwischen beiden eine Querwand bildete, so daß man den Eindruck gewinnen konnte, als zerschnüre diese Querwand den Kern in zwei Tochterhälften, mit andern Worten, es sollte der Kernteilung die Zellteilung auf dem Fuße folgen, wie bei höheren Pflanzenzellen.[1]) Immerhin ist es so gut wie sicher, daß hier ein eigenartiger Irrtum unterlaufen ist. Die jugendliche Anlage der Querwand selbst tritt zuerst in Form zweier kleiner, intensiv färbbarer Körnchen auf, wie später noch gezeigt werden soll, und diese dürften von den genannten Forschern mit Kernen verwechselt worden sein — eine nicht üble Illustration der Fehlerquellen, in die man bei diesen subtilen Untersuchungen verfallen kann, wenn man vorgefaßte Meinungen hat.

In den Fällen, in welchen man für die Vielkernigkeit der Bakterienzelle eintritt, muß man natürlich annehmen, daß die Zellteilung unabhängig von der Kernteilung erfolge, wie das oben schon für vielkernige Zellen höherer Pilze kurz gesagt worden ist. Von weiteren Bakterien, bei denen man[2]) ebenfalls typische Zellkerne, entweder in der Einzahl oder seltener in der Mehrzahl will gefunden haben, seien genannt der Milzbrandbazillus, der Tetanusbazillus, *Bac. cohaerens*, und einige andere. Hier sollen die Kerne durch Eintragen jugendlicher, lebender Zellen in

1) Rayman, B., und Kruis, K., zit. nach Guilliermond, A., Arch. f. Prot.-kde., 1908, Bd. 12, S. 9.

2) Preiß, W., B. C. I Or., 1904, Bd. 35, S. 280.

verdünnte Fuchsinlösung sichtbar werden.[1]) Endlich sei erwähnt, daß bei einer als *Bact. gammari*[2]) benannten Form typische Zellkerne und auch Teilungsfiguren beschrieben wurden; doch ist von maßgebender Seite darauf aufmerksam gemacht worden, daß diese Form offenbar nicht zu den Bakterien zu rechnen ist.[3])

Die eben dargelegte Meinung hat zweifellos den Vorteil großer Einfachheit und würde keinen wesentlichen Unterschied zwischen dem Zellenbau der Spaltpilze und höherer Pilze statuieren; doch wird ihr neuerdings recht ernsthafte Konkurrenz gemacht von einer andern Anschauung[4]), die sich anlehnt an gewisse Befunde bei einzelligen Tieren, Protozoen, und der wir uns nunmehr zuzuwenden haben. Wir werden bald erkennen, daß diese Anschauung sozusagen vermittelt zwischen den beiden eben vorgetragenen, von der Kernlosigkeit der Spaltpilze einerseits, dem Vorkommen von Zellkernen bei diesen Mikroben andrerseits.

Bei gewissen Protozoen hat man gefunden, daß die Zellen nur in ganz bestimmten Entwicklungsstadien einen richtigen Zellkern besitzen, sonst ist er in Form eines sog. Chromidialsystems[5]) vorhanden, d. h. in Form von Körnchen, die, dem Kern entstammend, sich gegenüber Farbstoffen etwa so verhalten, wie das Chromatin des Zellkerns höherer Wesen, und im Cytoplasma verteilt sind. Bei andern Formen fehlt der Zellkern stets, man kann in allen Entwicklungsstadien immer nur ein Chromidialsystem nachweisen. U. U. kann sich das Chromatin so innig mit dem Cytoplasma mischen, daß es nicht mehr in Form distinkter Körnchen sichtbar ist. Auch bei blaugrünen Algen, bei denen die Frage nach dem Zellkern noch zu beantworten ist (vgl. S. 25), glauben manche Forscher statt derselben ein solches Chromidialsystem nachweisen zu können. In gleicher Weise wurden nun von einigen Forschern die Befunde bei Bakterien gedeutet. Bei denselben oder doch sehr ähnlichen Arten, bei welchen die oben genannten Forscher für das Vorhandensein richtiger Kerne eingetreten sind, nehmen jene die Existenz solcher Chromatinkörnchen, eines „Chromidialsystems", an. Der Vollständigkeit halber sei noch gesagt, daß manche Forscher, die auf dem Boden der nunmehr zu schildernden Auffassung stehen, den Namen „Chromidialsystem" für solche Protistenzellen reserviert wissen wollen, bei denen sich der in gewissen Entwicklungsstadien typisch ausgebildete Zellkern nur zeitweilig in Chromatinkörner auflöst oder bei denen man einen Austritt des Chro-

1) Preiß, W, B. C. I, Or., 1904, Bd. 35, S. 280.
2) Vejdowsky, F., B. C. II, 1900, Bd. 6, S. 577.
3) Schaudinn, F., zit. n. Guilliermond, Arch. f. Prot.kunde, 1908, Bd. 12, S. 9.
4) Guilliermond, A., Arch. f. Prot.kunde, 1908, Bd. 12, S. 9.
5) F. Schaudinn.

matins aus dem Kern direkt beobachten kann. Bei den Bakterien, für welche das nicht gilt, reden dieselben von „Chromiolen“ oder einfach „Chromatinkörnern“ der Bakterien.[1])

In jugendlichen Kulturen, in welchen die Zellen sich lebhaft teilen, soll das Protoplasma zwar noch fast ganz homogen sein, auch bei Fixierung und Färbung keine Körnchen erkennen lassen, dafür aber selbst stark färbbar sein. Nach einiger Zeit aber, wenn die Sporenbildung herannaht, wird das Cytoplasma alveolär, und in den Wabenecken werden nach richtiger Fixierung und Färbung die als Chromatinkörnchen gedeuteten Gebilde sichtbar. Als Fixiermittel werden recht komplizierte Gemische: Sublimat-Platinchlorid-Essigsäure, Sublimat-Kaliumbichromat u. a. empfohlen[2]), als Färbemittel vor allem Eisenhämatoxylin. Es wird genau angegeben, daß und wie man sie von Reservestoffkörnchen unterscheiden kann. Sie gehen auch, mindestens zum Teil, in die Sporenanlage ein. Offenbar handelt es sich z. T. um ganz dieselben Gebilde, die von den vorher genannten Bakteriologen als Kerne gedeutet werden. So decken sich die Beobachtungen der für die Existenz von Kernen und der für das Vorhandensein von einem Chromidialsystem eintretenden Forscher zum großen Teil, nur die Auslegung der Befunde ist eine andere. Auch bei den Bakterien färben sich die Chromatinkörner mit etwa denselben Farbstoffen, die das Chromatin höherer Wesen färben, auch Doppelfärbungen gelingen hier wie dort, indem man z. B. mit einem Gemisch des roten Safranins und des Lichtgrüns die Chromatinbrocken rot, das Cytoplasma grün färben kann. Färbung mit Methylgrün, dem Farbstoff, der zuerst als spezifischer Chromatinfarbstoff angesprochen wurde, gelingt allerdings nicht.

Abb. 32.
Bacillus mycoides.
Fixiert mit Perenyis Flüssigkeit, gefärbt mit Eisenhämatoxylin.
Nach A. Guilliermond.
Vergr. ca. 2000.

Besonders genau und zuverlässig wurde das „Chromidialsystem“ untersucht bei *Bac. mycoides* (Abb. 32) und dem nahe verwandten *radicosus*, also alten Bekannten von uns, sodann auch an *Bac. asterosporus, tumescens* usw. Ferner wurde es auch bei Spirillen beobachtet, z. B. *Spirillum volutans.*

Während meistens die Chromatinkörner einiger-

1) Rucicka, V., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 289; Swellengrebel, N. H., Ref. B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 241.

2) Guilliermond, A., Arch. f. Prot.kunde, 1908, Bd. 12, S. 9. Vgl. auch Bull. de l'inst. Pasteur, 1907, Bd. 4, S. A.

maßen gleichmäßig durch die Zelle verteilt vorkommen, bietet *Bac. radicosus,* wenn man ihn auf Möhren oder Kartoffelscheiben züchtet, das eigentümliche Bild, daß dieselben nur in der Mitte der Zelle sich zeigen, an den Polen fehlen, und wenn man die Bilder unbefangen betrachtet (vgl. Abb. 33), so kann man nicht leugnen, daß dies im Zentrum angehäufte Chromatin ganz den Eindruck eines Kerns, allerdings ohne Kernmembran und ohne Kernkörperchen macht, also wohl als Vorstufe eines typischen Zellkerns betrachtet werden könnte.

Noch kompliziertere Bilder wollen andere Forscher gesehen haben.[1]) Sie behaupten, daß bei bestimmten Formen, z. B. Spirillen (*Sp. giganteum*), der Kern einen chromatischen Spiralfaden darstellt, der im Ruhezustand homogen sich vor der Teilung in Chromatinkörnchen und achromatischen Faden differenziert. Die Teilung besteht in Längsteilung von Körnchen und Faden. Eine ähnliche Spirale soll ferner auch im *Bacillus maximus buccalis,* einem im Mund des Menschen lebenden Spaltpilz vorkommen; sodann wird gleichfalls aus der Mundhöhle des Menschen ein *Bact. binucleatum* beschrieben, eine zweikernige Form; auch hier sollen sich die Kerne färberisch etwa wie Chromatin verhalten, und bei der Kernteilung soll sich gleichfalls ein Spiralband herausdifferenzieren. Es ist aber mindestens sehr wahrscheinlich, daß wir dies Spiralband in einigen Fällen ruhig ins Reich der Phantasie verweisen dürfen[2]), es verdankt seine Entstehung offenbar dem ungerechtfertigten Bestreben, in den Bakterien einen dem höher organisierten Zellkern ähnlichen Apparat unbedingt nachzuweisen, und das Spiralband dürfte durch cytoplasmatische Wabenwände vorgetäuscht worden sein. Auf die in *Bac. Bütschlii* sichtbare Spirale trifft das nicht zu, wir kommen später darauf zurück. Auch sei besonders betont, daß der Entdecker des „Spiralbands" bei *Bac. buccalis* und *Spirillum gig.* deren Existenz gegenüber der Kritik bestimmt verteidigt[3]), und daß auch in andern Fällen, so bei den im Darm von Kröten und Fröschen gefundenen *Bac. spirogyra* und *lunula* in der Zellachse gelegene, gerade oder spiralig gekrümmte Fäden beschrieben werden,

Abb. 33.
Bac. radicosus. Fixiert mit Zenkers Flüssigkeit, gefärbt Eisenhämatoxylin. Die Chromatinkörnchen sind in der mittleren Partie der Zellen vereint. In der oberen Zelle sieht man die vor der Zellteilung erfolgte Teilung des Chromidialapparats. Vergr. ca. 2000. Nach A. Guilliermond.

1) Swellengrebel, H. N., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 617; id. eod. loco 1907, Bd. 19, S. 193; vgl. auch Rucicka, V., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 289 und Fantham, quart. journ. of micr. sc. 1908, Bd. 52, S. 1.

2) Meyer, A., Flora, 1908, Bd. 98, S. 335; Hölling, A., B. C. I, Or., 1907, Bd. 44, S. 565; Guilliermond, A., Arch. f. Prot.kunde, 1908, Bd. 12, S. 9; Zettnow, E., B. C. I, Or., 1908, Bd. 46, S. 193.

3) Swellengrebel, N. H., B. C. I, Or., 1909, Bd 49, S. 529.

die zweifellos wirklich vorhanden sind und als eine Art Kern gedeutet werden.[1]) Endlich wurde auch im Darm einer Seeigelart ein Bazillus gefunden, der in der Zelle ein stark färbbares Band führte, das einen „Kernapparat" darstellen, aber mit dem bei *Spirillum* gefundenen nichts zu tun haben soll.[2]) Auch in den Zellen der Fadenbakterien hat man Strukturen beobachtet, die man als Äquivalente des Zellkerns betrachtet. Bei *Cladothrix natans* soll in den Zellen desselben Fadens sowohl „diffuse", als „netzartige", als auch „zentralisierte" Verteilung des Chromatins sichtbar sein.[3])

Auch der Gegner der Deutung der Chromatinkörnchen als eines dem Chromidialsystem der Protozoen analogen Gebildes wird nicht verkennen können, daß diese ganzen Anschauungen etwas Verführerisches haben, und zwar zumal mit Rücksicht auf die stammesgeschichtliche Entwicklung der Pflanzenwelt.

Wenn sie zu Recht besteht, so haben wir in den Spaltpilzen eine Gruppe vor uns, innerhalb deren sich allmählich die Differenzierung des Protoplasmas in Cytoplasma und Zellkern vollzieht.[4]) Wir könnten eine Reihe konstruieren, die beginnt mit Formen, deren Zellen wirklich kernlos sind, und bei denen man allenfalls nur aus der stärkeren Färbbarkeit des Protoplasmas hypothetisch darauf schließen könnte, daß die sonst im Chromatin vorhandenen Substanzen vollkommen gleichmäßig im Protoplasma verteilt seien. Anschließen würden sich solche Formen, bei denen wenigstens in gewissen Entwicklungsstadien ein Chromidialsystem, zuerst gleichmäßig durch das Protoplasma (mit Ausnahme der peripher sten Schichten) verteilt, vorkommt, und es würden dann die Formen folgen, bei welchen diese Chromatinkörner auf bestimmte Gegenden der Zelle lokalisiert, im Protoplasma zentralisiert sind, so daß mehr und mehr das Bild des typischen Zellkerns herausschaut.[5]) Wir werden später hören, daß manche Forscher[6]) der Ansicht zuneigen, daß die Bakterien eine in Rückbildung begriffene Gruppe seien; diese Forscher müßten umgekehrt die letztgenannten Formen als die ursprünglichen, die erstgenannten als die von diesen abgeleiteten betrachten. — Einen nicht ganz leicht wiegenden Nachteil hat allerdings die Chromidien-

1) Dobell, C. C., Ref. B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 278. Journ. of micr. sc. n. s. 1909, Bd. 53, S. 509. Vgl. desselben Autors Arbeit, eod. loco 1911.

2) Guilliermond, A., Ref. im B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 450.

3) Swellengrebel, N. H., Ref. B. C. II, 1910, Bd. 21, S. 241. Vgl. auch Mencl, Arch. f. Prot.k. 1907, Bd. 10, S. 188.

4) Strasburger, E., Histol. Beitr., Jena 1909, Heft 7.

5) Vgl. auch Swellengrebel, N. H., Ref. B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 241.

6) Vgl. Schaudinn, F., Arch. f. Prot.kunde, 1902, Bd. 1, S. 306.

theorie. Sie lehnt sich an die Kernstudien in der Protozoenzelle an, die ihrerseits noch als durchaus werdend und kontrovers zu betrachten sind; sogar einer der zuverlässigsten Verfechter der Chromidialtheorie bei den Bakterien erklärt ganz ausdrücklich, daß diese Theorie für den Bakteriologen nichts weiter sei als eine einfache Hypothese, und daß es gewagt sei, augenblicklich schon allzu bestimmte Stellung in dieser Frage zu nehmen.[1])

Aber als Arbeitshypothese werden sie wohl auch ihre Gegner gelten lassen, sie regt zu weitergehenden experimentellen Untersuchungen an. Da die Chromatinkörner den Zellen im jugendlichen Zustand fehlen sollen, müßte es möglich sein, diese Formen durch dauerndes Übertragen in neue Nährlösung beliebig lange chromidienfrei zu halten.

Wir erinnern uns ferner daran, daß die Lokalisation der Chromatinbrocken auf das Zentrum der Zelle nur durch bestimmte Zuchtbedingungen erzwungen werden kann; auch diese Erfahrungen müßten durch geeignete Versuche erweitert werden. Und endlich wollen wir uns daran erinnern, daß der *Bac. radicosus*, an dem man das Chromidiensystem besonders eingehend untersucht hat, derselbe Spaltpilz ist, dessen Protoplasma man durch künstliche Eingriffe aus dem homogenen in den alveolären Zustand überführt hat (S. 104), und es bietet sich somit Gelegenheit zu untersuchen, ob man auf solche Weise künstlich jederzeit nicht nur Wabenstruktur, sondern auch ein Chromidialsystem in der Zelle erzeugen kann.

Diese und ähnliche Punkte werden bearbeitet werden müssen, und es wird vor allem auch eine weitere Durcharbeitung der Chromidientheorie bei den Protozoen vonnöten sein, ehe man in diesen Fragen endgültig wird Stellung nehmen können.

So drängt sich uns bei der Behandlung dieser Fragen denn ein doppeltes Gefühl auf, ein Gefühl der Enttäuschung, weil ein objektiver Beobachter nicht imstande ist, sich ein ganz bestimmtes Urteil darüber zu bilden, ob die Bakterienzelle echte Zellkerne oder Äquivalente solcher, oder nicht einmal diese besitzt; sodann aber auch das andere Gefühl der Freude, daß eine Wissenschaft, die von Problemen förmlich strotzt, ihre Existenzberechtigung nicht erst zu erweisen braucht.

Wie ersichtlich, haben wir das Verhalten der als Zellkerne oder als Chromatinkörner gedeuteten Gebilde bei der Sporenbildung bislang nur sehr stiefmütterlich behandelt, werden also später, wenn wir diesen Vorgang einer genauen Besprechung unterziehen, nochmals auf die Frage nach dem Zellkern einzugehen haben; dann werden wir auch

1) Guilliermond, A., Arch. f. Prot.kunde. 1908, Bd. 12, S. 9.

hören, daß jener große, schon gelegentlich genannte *Bac. Bütschlii* gleichfalls mit Erfolg zu solchen Untersuchungen herangezogen worden ist.

Auch sonst ist man, wie erwähnt, bestrebt gewesen, möglichst große Formen auf den Zellkern zu untersuchen, und da bot sich als ein wegen seiner für Bakterien riesigen Größe besonders günstiges Objekt die *Beggiatoa mirabilis*[1]), jenes Fadenbakterium, das zu den Schwefelbakterien gehört (Abb. 34). Die Zellen, die bis zu 50 μ dick werden können, zeigen innerhalb der Zellhaut ein wandständiges Protoplasma, von dem aus Protoplasmalamellen den Zellsaft durchsetzen. Ein Zellkern von der Größe, wie man ihn etwa in andern Zellen von ähnlichen Dimensionen erwartet haben würde, fehlt hier, statt dessen finden sich auch hier Körner, die man nach geeigneter Fixierung, z. B. mittels der Eisenhämatoxylinmethode, nachweisen konnte, und die ziemlich regelmäßig in den Wabenwänden des Cytoplasmas verteilt waren. Man hat hier offenbar die Wahl, ob man annehmen will, daß jede Zelle eine große Zahl sehr kleiner Kerne hat, oder ob das Chromatin in Form kleiner Körnchen in der Zelle zerstäubt ist, vorausgesetzt, daß es sich überhaupt um ein Äquivalent des Chromatins bzw. Kerns handelt. Die erstere Deutung begegnet der Schwierigkeit, daß die Körnchen ungleich groß sind. Wir erwähnen in technischer Beziehung noch, daß man diese großen Zellen nicht nur, wie das sonst bei Bakterien üblich ist, in toto betrachtet, sondern auch in Paraffin eingebettet, mit dem Mikrotom geschnitten und dann gefärbt hat, wie das bei cytologischen Untersuchungen von Geweben höherer Organismen heutigentages gang und gäbe ist. Ähnlich wie diese *Beggiatoa* ist eine andere ebenfalls recht große, aber einzellige Schwefelbakterie, die im Mittelmeer gefunden und als *Thiophysa volutans* bezeichnet wurde, gebaut.[2]) Auch hier haben wir keinen Kern, sondern eine große Zahl kleiner Körnchen, und man hat hier auch eine Teilung dieser Körnchen in Form einer Durchschnürung beobachtet. Neuerdings[3]) wurde eine ähnliche, vielleicht verwandte Form in England unter dem Namen *Hillhousia* beschrieben; auch in ihr sind statt des Zellkerns kleine Körnchen nachweisbar, von denen aber ihre Entdecker annehmen,

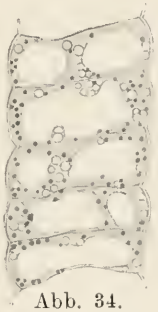


Abb. 34.
Mikrotomlängsschnitt durch *Beggiatoa mirabilis*.
Fixiert mit Flemmings Lösung, gefärbt mit Hämatoxylin.
Chromatinkörnchen schwarz; außerdem sind sichtbar die kleinen Höhlungen, innerhalb deren die Schwefeltröpfchen lagen.
Vergr. 750.
Nach Hinze.

1) Hinze, G., Ber. d. bot. Ges. 1901, Bd. 19, S. 369.
2) Hinze, G., Ber. d. bot. Ges. 1903, Bd. 21, S. 309.
3) West, G. S. and Griffiths, B. S., Proc. royal soc. 1909, vol. 81, S. 398.

daß sie nicht aus Chromatin, sondern aus Linin (S. 108) bestehen. Einen Wert wird man derartigen Behauptungen kaum zusprechen können, denn Linin ist eine Substanz, die, abgesehen von färberischem Verhalten, ausschließlich morphologisch, durch den Ort ihres Vorkommens neben dem Chromatin im Zellkern höherer Wesen charakterisiert ist.

Daß von diesen abweichend gebauten Formen nur mit großer Vorsicht auf die Kernverhältnisse in endosporen Bakterien geschlossen werden darf oder umgekehrt, versteht sich von selbst. Und das gilt erst recht von denen der Myxobakterienzelle [1]), die wir ja als in mannigfacher Weise abweichend von den typischen Bakterien kennen gelernt haben. Bei einer Art, *Myxococcus ruber* finden sich in den stäbchenförmigen Zellen eine wechselnde Zahl von Körnchen, die mit der Eisenhämatoxylinmethode dargestellt werden können. In Keimstäbchen findet sich an jedem Zellende je eines, ein sog. Polkörperchen; in der Spore sollen nach dem einen Forscher nur ein, nach dem andern ebenfalls zwei Körnchen vorhanden sein. Bei einer andern Schleimbakterienart, *Chondromyces crocatus*, werden in der Mitte der Zelle nach Fixierung und Färbung (z. B. Eisenhämatoxylin) regelmäßig zwei Körnchen in Gestalt von Binden oder Ballen sichtbar, die vielleicht Zellkerne sind. Zwischen beiden Körnchen bildet sich die Querwand bei der Zellteilung und sofort, unter Umständen auch später, erfolgt Teilung der Körnchen. Auch das Verhalten dieser Gebilde bei der Sporenbildung spricht nicht dagegen, daß es sich um Kerne handelt.

Der Vollständigkeit halber sei noch eine Anschauung erwähnt, die heutigentages wesentlich nur mehr geschichtliches Interesse hat. Ähnlich wie bei blaugrünen Algen glaubte man bei großen Bakterien, z. B. bei Schwefelbakterien, innerhalb des Protoplasmas einen großen „Zentralkörper" von einer „Rindenschicht" unterscheiden zu können, eine Meinung, die sich als irrtümlich erwiesen hat.[2])

Der Zentralkörper wurde dem Zellkern homolog gesetzt, in ihm vorkommende Körner, die sog. roten Körnchen, für Träger wichtiger Kernstoffe gehalten. Sie haben sich aber inzwischen als Reservestoffe entpuppt.

Das Eigenartige an dieser Anschauung war somit, daß jener Zentralkörper den größten Teil der Zelle einnehme, die protoplasmatische Rindenschicht nur eine ganz dünne Lage vorstellen solle; bei kleineren Formen, und zwar Bakterien von mittlerer und geringerer Größe, sollte

1) Vahle, C., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 178.

2) Fischer, A., Unters. ü. d. Bau d. Cyanoph. u. Bakterien, Jena 1897; Molisch, H., Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen, Jena 1907.

letztere sogar ganz verschwinden, diese Formen sollten also nicht kernlose Zellen, sondern umgekehrt zellose Kerne, d. h. Kerne ohne Cytoplasma sein. Diese Anschauung ist wohl jetzt, wenigstens von botanischen Bakteriologen, ganz verlassen, und nur gelegentlich taucht die Behauptung auf, man könne in dem Protoplasma großer Schwefelbakterien (*Chromatium*) Zentralkörper und Rinde unterscheiden[1]); sie wird aber noch neuerdings durch die Beobachtung zu stützen gesucht, daß der größte Teil des Inhalts der Bakterienzelle im Magensaft unlöslich sei, also aus Kernsubstanz bestehen müsse. Ein natürlich unzulässiger Schluß. De facto darf man daraus nur schließen, daß im Cytoplasma reichlich Nukleoproteide oder andere in Magensaft unlösliche Stoffe vorhanden sind.[2])

Der Forscher[3]), der als der erste und am energischsten s. Z. gegen diese Anschauung, daß die Bakterien zum größten Teil aus Kernsubstanz bestünden, Front gemacht hat, ist gleichzeitig der Entdecker der Plasmolysierbarkeit der Bakterien und hat auch aus dieser den Schluß gezogen, daß jene Theorie falsch sein müsse, da Kerne sich nicht so deutlich könnten plasmolysieren lassen; dazu seien sie zu fest gefügt. Diese Behauptung hat sich zwar nicht halten lassen, da man tatsächlich sieht, daß die Kerne bei der Plasmolyse der Zellen höherer Pflanzen sehr erheblich zusammenschrumpfen können.

Trotzdem ist jene Kritik aber sehr bedeutungsvoll geworden, weil sie uns mit den Grundzügen der osmotischen Verhältnisse der Bakterienzelle bekannt gemacht hat.

1) Dangeard, P. A., Ref. B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 241.
2) Nemec, B., Ber. d. bot. Ges. 1908, Bd. 16a, S. 809.
3) Alfred Fischer.

Kapitel V.

Morphologie der Bakterienzelle, III. Reservestoffe, Bewegungsorgane.

Um eine Übersicht über die Bestandteile der Zellen höherer Wesen zu gewinnen, hat man diese Bestandteile eingeteilt in Protoplasma einerseits, sog. ergastische Gebilde andererseits. Am Protoplasma unterscheidet man die Organe, und zwar zuerst die protoplastischen Organe, das sind Cytoplasma, Zellkern und Chromatophoren, sodann die sog. alloplastischen Organe, die, durch Umbildung gewöhnlichen Protoplasmas entstehend, bestimmten Leistungen dienen, z. B. die Geißeln. Unter ergastischen Gebilden versteht man die vom Protoplasma „erarbeiteten" Bestandteile, so die Reservestoffe, die Zellhaut, den Zellsaft.[1]) Schließen wir uns dieser Übersicht an, so sehen wir, daß wir bisher zuerst, um die physikalische Beschaffenheit der Bakterienzelle darstellen zu können, das Protoplasma als Ganzes, die Zellhaut und den Zellsaft erledigt, sodann die protoplastischen Organe, Cytoplasma und Zellkern besprochen haben, folgerichtig müßten wir nun offenbar den alloplastischen Organen unsere Aufmerksamkeit schenken; gleichwohl wollen wir vorher, im Anschluß an den Zellkern, dem der vorige Abschnitt gewidmet war, andere Inhaltsbestandteile der Bakterien ins Auge fassen, nämlich die Reservestoffe, soweit sie uns als Körnchen oder Tröpfchen erscheinen, also zuvörderst die ergastischen Gebilde erledigen. Der Grund dafür, daß wir diese Reihenfolge wählen, ist der, daß die Zellkerne, wie wir schon gehört haben, leicht mit Reservestoffkörnchen verwechselt werden können und auch verwechselt worden sind, und wir die unterscheidenden Merkmale beider am besten darstellen können, wenn wir sie unmittelbar hintereinander abhandeln.

Was die Reservestoffkörnchen oder Tröpfchen besonders charakterisiert, ist, daß es transitorische Gebilde sind, die häufig ganz jungen Zellen fehlen, später mehr oder minder reichlich auftreten, um endlich für bestimmte Gestaltungsvorgänge, z. B. die Sporenbildung, wieder aufgebraucht zu werden.[2])

1) Arthur Meyer.

2) Vgl. zu dem Folgenden, abgesehen von der zit. Lit., besonders A. Meyer, Flora, 1899, Bd. 86, S. 428 u. Praktikum der botan. Bakterienkunde, Jena 1903.

Beginnen wir mit dem Volutin!

So wird ein Reservestoff der Spaltpilze genannt, der in der bakteriologischen Literatur, zumal unter anderm Namen, eine gewaltige Rolle spielt, vielfach verkannt worden ist und übrigens nicht nur bei vielen Bakterien, sondern auch bei anderen Organismen, blaugrünen Algen, Kieselalgen u. a. nachgewiesen worden ist. Er hat daher seinen Namen erhalten, daß er in den Zellen des *Spirillum volutans* zuerst auf seine Eigenschaften hin genau untersucht worden ist. In der lebenden Zelle schon als lichtbrechende Gebilde sichtbar, färben sich die Volutinkörnchen oder richtiger Tröpfchen, — denn man hat sich wohl vorzustellen, daß es sich um Vakuolen im Protoplasma handelt, die mit diesem zähflüssigen Stoff gefüllt sind, — mit Jodlösung hellgelb, ähnlich wie das Protoplasma selbst. Die chemische Natur des Volutins ist noch keineswegs sichergestellt. Am meisten Beachtung verdient die Hypothese, daß es sich um einen organischen stickstoff- und phosphorhaltigen Körper handelt, wie z. B. die Nukleoproteide, von denen im vorigen Abschnitt die Rede war. Ein Nukleoproteid ist es aber nicht, da es bei Behandlung mit Eiweißreagentien unter dem Mikroskop keine Eiweißreaktionen gibt, somit vielleicht eine Nukleinsäureverbindung unbekannter Natur; falls das zutrifft, dürfte es in der Bakterienzelle eine ähnliche Rolle spielen, wie etwa die Proteinkörner (Reserveeiweißkörner) in den Samen und Früchten höherer Gewächse. Wenn man so wenig Bestimmtes über die chemische Zusammensetzung des Volutins sagen kann, so hat das darin seinen guten Grund, daß man es noch nicht in größeren Mengen aus der Bakterienzelle rein hat darstellen und makrochemisch hat untersuchen können. — Da nun auch der Zellkern reich an Nukleinsäureverbindungen ist, werden dessen mikrochemische Reaktionen, d. h. die des „Chromatins“ mit denen des Volutins einigermaßen ähnlich sein können, und es unterliegt keinem Zweifel, daß man früher häufig als Kerne der Bakterienzelle deutete, was man jetzt für Volutin hält.

Diese Verwechslung unterlief, soweit man das beurteilen kann, früher sowohl solchen Forschern, die für die Existenz von Kernen, als solchen, die für ein Chromidialsystem in der Bakterienzelle eintraten; heutigentages aber unterscheiden die ersteren scharf zwischen Zellkern und Volutin, die letzteren ebenfalls scharf zwischen Chromatinkörnchen und dem genannten Reservestoff. Und zwar gelingt das auf Grund folgender Reaktionen: Von den Kernen (bzw. Chromatinkörnchen) kann man das Volutin dadurch unterscheiden, daß sich Volutin (auch ohne vorherige Fixierung der Zelle) mit Methylenblau intensiver färbt, und daß es diese Färbung auch beibehält nach Behandlung mit einprozentiger Schwefelsäure, während Kerne und Chromatin sich durch diese Säure entfärben,

ebenso wie die Chromosomen höherer Pflanzen oder wie die Zellkerne anderer Pilze. Mit Fuchsin färbt sich das Volutin weit schwieriger wie die als Kerne gedeuteten Gebilde; ein weiterer Unterschied besteht darin, daß die letzteren durch Kochen im Wasser fixiert werden, während das Volutin in kochendem Wasser löslich ist.[1]) Es ist noch hinzuzufügen, daß Volutin sich manchmal nicht blau, sondern rötlich färbt auf Zusatz von Methylenblau, und zwar nach Ansicht des Forschers, dessen Befunde wir eben referiert haben, dann, wenn jenem Farbstoff Methylenviolett (Methylenazur) beigemischt ist. Nach der Meinung eines anderen Forschers[2]) aber ist es als eine Eigenart des Volutins aufzufassen, daß es sich durch blaue basische Anilinfarbstoffe (z. B. außer durch Methylenblau, auch durch Thionin, Kresylblau, sodann auch durch Hämatoxylin) rötlich färbt, im Gegensatz zum Chromatin, welches einen rein blauen Farbenton annimmt. Die sog. „Metachromasie" wäre darnach eine Eigentümlichkeit des Volutins, und zwar diejenige, durch welche man es am leichtesten vom Chromatin in fixierten und gefärbten Präparaten unterscheiden kann. Will man in solchen das Volutin darstellen, so fixiert man mit Alkohol, Formol oder auch einfach durch Antrocknen, und färbt z. B. mit Methylenblau oder Kresylblau. Diese Farbstoffe würden das Chromatin nur ungenügend färben. Mittels Hämatoxylin könnte man in ein und derselben Zelle Volutin rötlich, Chromatin aber blau färben. Mittels Safranin, von dem wir oben schon ausführten, daß es das Chromatin stark färbt, kann man das Volutin nicht zur Darstellung bringen.

Neutralrot soll ein gutes Mittel sein, um Volutin schon in der lebenden Zelle zu färben.[3])

In der Literatur der Bakterien ist nun häufig die Rede von Babes-Ernstschen Körnchen, auch metachromatische Körnchen genannt, da sie sich mit Methylenblau und Hämatoxylin rot zu färben pflegen; diese wurden früher bald für Kerne, bald für Vorstufen der Sporen gehalten, falls man sie in sporenbildenden Bakterienzellen wahrnahm; es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß diese Gebilde, soweit sie überhaupt einigermaßen sicher wieder erkannt werden können, zum größten Teil aus Volutin bestehen.

Man hat nun bei dieser Sachlage vorgeschlagen, aus Prioritätsgründen den Namen Volutin fallen zu lassen und die Körnchen wieder als metachromatische zu bezeichnen. Mag dieser Vorschlag auch historisch gerechtfertigt sein — wir wollen ihm doch nicht folgen, und zwar

1) Arthur Meyer.
2) Guilliermond, A., Arch. f. Prot.-kunde, 1910, Bd. 19, S. 289.
3) Swellengrebel, N. H., B. C. I, Or. 1909, Bd. 49, S. 541.

im Interesse einer möglichst unmißverständlichen Bezeichnungsweise. Metachromatische Körnchen wurden von ihren Beobachtern bald als Organe oder Organbestandteile angesehen, bald als Reservestoffe; so könnte die Beibehaltung dieses Namens Verwirrung stiften, die Bezeichnung Volutin hingegen deutet klar an, daß darunter ein Reservestoff zu verstehen ist. Und diese Unterscheidung zwischen Organ bzw. Organbestandteil einerseits, Reservestoff andererseits wenigstens zunächst einmal möglichst scharf durchzuführen, scheint uns zur Klärung der Sachlage dringend geboten. Wie sich hier die Anschauungen weiter entwickeln werden, wissen wir freilich nicht. So gibt es genügend Anzeichen dafür, daß auch das Chromatin nichts Stabiles sei. Manche Forscher wollen beobachtet haben, daß das Volutin aus dem Chromatin hervorgehen könne, nicht nur bei Spaltpilzen[1]), sondern z. B. auch bei blaugrünen Algen, und anderen Organismen;[2]) im Gegensatz dazu steht die ganz neuerdings vertretene Meinung[3]), das Volutin sei ein im Cytoplasma gebildeter Reservestoff für den Aufbau des Kerns, würde bei mangelndem Bedarf vom Kern „zurückgewiesen", und häufe sich dann im Cytoplasma an. Endlich sei erwähnt, daß ja auch in anderen Disziplinen als der Bakteriologie der Begriff Chromatin kein scharf umrissener ist; man redet in der Zoologie wohl von Erbchromatin und von Nahrungschromatin, eine Bezeichnung, die andeutet, daß sich hier die Grenzen zwischen Organen und Reservestoffen der Zelle verwischen können. Aber eben bei dem unsicheren Stand dieser Fragen in Nachbardisziplinen scheint die Forderung und der Versuch gerechtfertigt, bei Bakterien die beiden Dinge: Volutin und Chromatin möglichst scharf zu trennen; denn nur ein Mißlingen dieses Versuches kann sicher nachweisen, daß die Grenzen nicht so scharf zu ziehen sind, als es nach unserer obigen Darstellung der Fall zu sein scheint.

Wir werden auf die Verbreitung des Volutins und auf die Abhängigkeit seines Vorkommens von den äußeren Bedingungen noch zurückkommen; vorher wollen wir die andern in Tropfen- oder Körnerform in der Bakterienzelle vorhandenen Reservestoffe abhandeln.

Ein zweiter Reservestoff, der in Form stark lichtbrechender Tröpfchen bei vielen Bakterien mikroskopisch nachgewiesen und durch verschiedene mikrochemische Reaktionen näher definiert werden konnte, ist das Fett. Zumal dadurch, daß diese Fettröpfchen viele Fettfarbstoffe speichern und sich darum bei deren Zusatz stark tingieren, sind sie ihrer chemischen Natur nach leicht zu erkennen. Mit Kalilauge kann

1) Swellengrebel, N. H., B. C. I, Or. 1909, Bd. 49, S. 541.
2) Guilliermond, A., Revue gén. d. bot. 1907, Bd. 18, S. A., dort. Lit.
3) Reichenow, E., Arb. a. d. K. Gesundheitsamt 1909, Bd. 33, S. 1.

man das Fett verseifen; in Chloralhydratlösung ist es löslich, wird aber durch Eau de Javelle kaum angegriffen.[1]) Bei Zusatz von Jodjodkaliumlösung färbt sich das Fett gelblichbraun, und zwar schneller als das Cytoplasma und ist also ev. auch auf diese Weise deutlich zu machen. Aus Kulturen von Tuberkelbazillen hat man das Fett makrochemisch dargestellt und so die Richtigkeit der Deutung über allen Zweifel erheben können. Man sollte meinen, daß man das Fett auch durch fettlösende Mittel, z. B. Chloroform, aus der Bakterienzelle müßte ausziehen und auch auf diese Weise seine Natur nachweisen können. Das ist aber nur in vereinzelten Fällen (*Spirillum undula minor*)[2]) gelungen, meistens zeigt es sich als unmöglich (u. a. bei Milzbrandbazillus), offenbar weil die Zellhaut dem Durchtritt dieser Lösungsmittel Widerstand entgegensetzt. — Fett ist ein Sammelbegriff. Es besteht aus Gemischen von Laurin, Stearin, Palmitin, Olein. Das letztgenannte gibt eine (übrigens keineswegs eindeutige) Reaktion, die mikrochemisch viel verwendet wird; es schwärzt Osmiumsäure. Man[3]) hat das Fett des Milzbrandbazillus mit Osmiumsäure mikroskopisch geprüft und gefunden, daß hier Schwärzung nicht eintritt, also kein Olein darin vorkommt.

Als Fettfarbstoffe, die mikroskopisch anwendbar sind, werden genannt Sudan III, das rot färbt, Dimethylamidoazobenzol, sog. Buttergelb, das gelb färbt, Naphtolblau[4]), endlich Indophenolblau. Interessant ist der Nachweis[5]), daß man durch vorherige Beizung bewirken kann, daß die Fettropfen auch Farbstoffe, z. B. Fuchsin, die sie sonst nicht speichern, aufnehmen und sich dann intensiv färben. Als solche Beizen können Jod-, Goldchlorid-, Sublimatlösungen dienen, die im Fett löslich, in die Tröpfchen hineindiffundieren und hier mit dem Farbstoff fettlösliche Verbindungen eingehen.

In der Literatur finden sich häufig die sog. Bungeschen Körnchen erwähnt. Diese werden als säurefest beschrieben: sie verschwinden bei der Sporenbildung, stellen also sicher Reservestoffe vor, und zwar sind es in vielen Fällen offenbar Fettropfen (wozu allerdings die Angabe eines Autors[6]), daß „Reservefett" in der Bakterienzelle nicht säurefest sei, nicht stimmen will). Nach einigen Angaben scheint es auch, daß diese Bungeschen Körnchen keine einheitlichen Stoffe darstellen, viel-

1) Meyer, A., Flora 1899, Bd. 86, S. 428 und B. C. I, 1901, Bd. 29, S. 809.
2) Zettnow, zit. n. Eisenberg.
3) Eisenberg, P., B. C. I, Or. 1909, Bd. 48, S. 257.
4) Dietrich, A. u. Liebermeister, G., B. C. I, Or. 1902, Bd. 32, S. 858, Meyer, A., ebenda 1903, Bd. 34, S. 578.
5) Eisenberg, P., a. a. O. und B. C. I, Or. 1909, Bd. 51, S. 115.
6) Grimme, A., B. C. I, Or. 1902, Bd. 32, S. 171.

mehr neben Fett auch metachromatische Substanz, also wohl Volutin, enthalten können.[1]) — Wie oben schon kurz erwähnt, faßt man Fette mit andern ätherlöslichen organischen Zellinhaltsstoffen als *Lipoide* zusammen. Von diesen sind mikroskopisch bisher nur die Fette nachgewiesen; andere Lipoide, so die Phosphatide, d. h. phosphorhaltige, mit Lezithin vielleicht verwandte Stoffe, ferner Phytosterine, dem tierischen Cholesterin möglicherweise verwandt, hat in Bakterien nur die chemische Analyse mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit nachgewiesen. Lezithin- und cholesterinähnliche Stoffe werden von manchen Forschern als Bausteine jeglicher lebenden Substanz betrachtet.

Gehen wir nun über zu den Kohlehydraten, die man als geformte Inhaltbestandteile in der Bakterienzelle gefunden hat.

Da ist vor allem zu sagen, daß man die bei höheren Pflanzen verbreitete Stärke, das Amylum, bei Bakterien bisher nicht mit Sicherheit hat nachweisen können. Statt dessen hat man bei vielen Formen Glykogen, tierische Stärke gefunden, oder richtiger einen Reservestoff, der diesem Glykogen nahestehen dürfte.

Auf Jodzusatz sich braunrot färbend, werden die Glykogentröpfchen beim Erwärmen farblos, beim Abkühlen tritt die Färbung wieder hervor. Falls sich in Bakterienzellen Tropfen finden, die sich bei Jodzusatz wie Glykogen färben, aber beim Erwärmen nicht farblos werden, so handelt es sich um andere Kohlehydrate, vielleicht um Dextrine oder ähnliche Stoffe, die eine Mittelstellung zwischen Stärke und Zucker einnehmen.

Ganz besonders lange bekannt und in der Tat recht auffallend ist das Vorkommen eines in manchen Bakterien nachweisbaren Stoffes, der sich bei Jodzusatz wie Stärke verhält, also bläut. Der *Bac. amylobakter*, zu deutsch Stärkebazillus, hat daher seinen Namen. Es handelt sich aber nicht um Stärke, sondern um ein dieser nahestehendes Kohlehydrat. Früher nannte man es Granulose; neuerdings hat man den Namen Iogen[2]), dafür vorgeschlagen. Seine Natur als Kohlehydrat wurde sichergestellt durch den Nachweis, daß es durch Wirkung schwacher Säuren für das Auge verschwindet, weil es in lösliche Kohlehydrate, Zuckerarten überführt wird. Ferner dadurch, daß Speichel, Malzauszug, die ebenfalls solche Kohlehydrate verzuckern, ebenso wirken. Es ist noch zu betonen, daß die Färbung dieses Stoffes durch Jodlösungen sehr von deren Konzentration abhängt. Sehr starke Jodlösungen färben das Iogen oft braunrot. So sind unter Umständen Glykogen, Iogen, Dextrin und ähnliche Stoffe nicht immer ganz leicht zu unterscheiden. Es sind eben

1) Preiß, H., B. C. I, Or. 1904, Bd. 35, S. 292.
2) Arthur Meyer.

alle, wie die Stärke, sog. Polysaccharide, Kondensationsprodukte von Zuckerarten, und diese Produkte treten wohl auch in ein und dem selben Tröpfchen der Bakterienzelle miteinander gemischt auf, so daß eine genauere Charakteristik desselben nicht möglich ist. —

Auch bei bestimmten Fadenbakterien, so *Beggiatoa mirabilis*[1]), kommen nicht näher definierbare, mit Jod sich blau färbende Kohlehydrate in Körnchen- oder Tröpfchenform vor; man hat sie als „Amylin"-körnchen bezeichnet.

Es ist sodann auf die besonders merkwürdige, schon lange bekannte Tatsache hinzuweisen, daß bei Schwefelbakterien (z. B. bei *Beggiatoa* neben Amylin und „Chromatin") auch Schwefeltröpfchen in der Zelle vorkommen, als stark lichtbrechende Gebilde. Wie alle Reservestoffe sind sie in ihrer Häufigkeit von den jeweiligen Lebensbedingungen abhängig, können also unter Umständen vorübergehend auch ganz fehlen. Wir werden sie später genauer kennen lernen, wenn wir die Physiologie der Schwefelbakterien behandeln werden (Kap. XVI).

Noch andere Einschlüsse mancher Bakterienzellen, so die sog. Schwebekörperchen oder Airosomen, werden wir gleichfalls erst später, nämlich bei Besprechung der Purpurbakterien, Kapitel XVI, genauer betrachten.

Es sei noch kurz gesagt, daß man begreiflicherweise noch andere Körnchen in manchen Bakterien gefunden hat, die man in keine der oben erwähnten Kategorien einreihen kann. Unter andern spricht man von Polkörnchen[1]), z. B. beim Typhusbazillus, in dem schon im ungefärbten Zustand an den Polen der Zelle zwei Körnchen deutlich sind, welche Anilinfarben gierig speichern. Auch im Pestbazillus[3]) hat man ein oder zwei entweder am bzw. an den Polen oder auch an anderen Stellen gelegene Körnchen beobachtet, über deren Natur man nichts weiß. Es ist die Vermutung ausgesprochen, daß sie gleiche Gebilde sind wie jene S. 119 erwähnten Körnchen im Milzbrandbazillus, die sich mit Fuchsin leicht färben lassen und für Kerne gehalten wurden. Beim Pesterreger aber können es keine Kerne sein, da sie nur bei künstlicher Zucht, nicht aber in Bakterien, die aus dem Tierkörper stammen, zu beobachten sind. Fett ist es nicht.

Beim Pestbazillus u. a. redet man auch von Polfärbung, um anzudeuten, daß der Zellinhalt der angetrockneten und gefärbten Zelle sich nur an den Polen färbt. Das hängt wohl immer damit zusammen, daß

1) Hinze, G., Ber. d. d. bot. Ges. 1901, Bd. 19, S. 369.
2) Lehmann u. Neumann, Atlas. Text, S. 305.
3) Vay, B. C. I, Or. 1909, Bd. 52, S. 305.

leicht Plasmolyse eintritt, bei welcher das Protoplasma in zwei Portionen zerfällt, die an den Polen sich ansammeln. Es handelt sich hier also lediglich um ein Kunstprodukt.[1])

Wir hätten hiermit die wichtigsten geformten Inhaltsbestandteile der Bakterienzelle besprochen. Wie ersichtlich, ist man nach Kräften bemüht, dieselben auseinanderzuhalten und zu definieren, was einen gewaltigen Fortschritt gegen früher bedeutet; dabei soll nicht geleugnet werden, daß in Praxi die Unterscheidung häufig auf sehr große Schwierigkeiten stößt, die umgekehrt proportional sind, das versteht sich von selbst, den Dimensionen der betreffenden Gebilde, und das subjektive Ermessen des Beobachters spielt immer noch eine unerwünscht große Rolle bei den Deutungsversuchen. Immerhin ist ein guter Anfang gemacht, nachdem man vor wenigen Jahren noch auf fast jeden Versuch, die verschiedenen Tropfen und Körner auseinanderzuhalten, verzichten mußte.

Abb. 36.
Bac. alvei.
Nach Fixierung mit Methylenblau gefärbt; Zellen mit Volutin überladen.
Vergr. ca. 2000.
Nach Guilliermond.

Wir haben nun noch hinzuzufügen, daß über die Reservestoffe in der Bakterienzelle dasselbe zu sagen ist wie über die Reservestoffspeicherung in höheren Gewächsen. Wie für diese bestimmte Reservestoffe charakteristisch sind, wie man z. B. den Samen der Bohne von dem der Lupine, auch wenn man nur ein kleines Fetzchen der Keimblätter vor sich unter dem Mikroskop hat, daran unterscheiden kann, daß der erstere neben anderen Stoffen Stärke speichert, letzterer aber nicht, so sind auch bestimmte Reservestoffe für bestimmte Bakterienspezies charakteristisch. Natürlich ist dann ferner auch bei Bakterien sehr häufig zu beobachten, daß in einer Bakterienart mehrere Reservestoffe nebeneinan-

Abb. 35.
Spirillum volutans
(verzweigtes Exemplar).
Die helleren Tröpfchen im Zellinnern sind Öl, die dunkler gezeichneten Volutin.
Sehr stark vergrößert.
Grimme aus Arthur Meyer, Prakt. d. bot. Bakterienkunde.

1) Alfred Fischer.

der vorkommen. So speichert das *Spirillum volutans* Volutin und daneben Fett (Abb. 35), *Bac. megaterium* Fett, aber kein Volutin, *alvei* Volutin und kein Fett (Abb. 36), der *Bac. amylobakter* neben Iogen Fett, aber kein Volutin. Für den thermophilen *Bac. cylindricus* ist Glykogengehalt charakteristisch.[1]) Die Menge, in welcher die betreffenden Stoffe vorkommen, ist z. T. gleichfalls von der Art, z. T. aber auch von den Ernährungsbedingungen abhängig. Für *Bac. alvei*, den wir bei Besprechung der Bienenfaulbrut noch kennen lernen werden, wird angegeben, daß er stets reichlich Volutin führt (vgl. Abb. 32), dasselbe gilt für den uns schon bekannten *Bac. asterosporus*. *Bac. mycoides* soll unter normalen Ernährungsbedingungen nur sehr wenig enthalten. Das hindert aber nicht, daß er bei Ernährung mit Pepton abnorm reichliche Massen davon in sich aufstapelt, hier liegt dann zweifellos ein durch die ungewohnte Ernährung bedingter krankhafter Zustand vor, den man mit der sog. Stärkekrankheit höherer Pflanzen vergleichen kann, bei welcher die Zellen mit Stärke überladen sind. Auch sonst[2]) finden sich in der Literatur Beispiele für übermäßige Volutinanhäufung. Sehr interessant ist der Befund, daß bestimmte Milchsäurebakterien (*Bact. casei 2*), nur wenn sie als schleimbildende Rasse uns begegnen, Volutin — vielleicht in Folge einer zu einseitigen Ernährung — als Reservestoffe in ihren Zellen ausbilden; nichtschleimbildende Rassen führen kein Volutin.[3]) Andererseits bildet *Bac. mycoides* viel Glykogen bei Zucht auf Kartoffeln, niemals aber Fett. Myxobakterien hinwiederum führen hauptsächlich Fett als Reservestoff, bei Überfütterung kann eine krankhafte Verfettung der Zellen, Fettmast, eintreten, womit auch anomale Gestaltung der Zellen verknüpft sein kann.

Wir nannten eben einige Fälle, in denen Nährstoff und Reservestoff miteinander chemisch verwandt sind: Pepton und Volutin, Kartoffelstärke und Glykogen. Doch können Bakterien auch ihre Reservestoffe aus der Nahrung durch tiefgreifende chemische Umwandlung herstellen, z. B. Fett in sich ansammeln, ohne daß solches von außen dargeboten würde. *Bac. tumescens* bildet beispielsweise Fettropfen in seinem Zellinnern, sowohl bei Ernährung mit Kohlehydraten als auch bei Zufuhr von Asparagin.

Um schließlich auch noch einige Beispiele aus der Gruppe pathogener Spaltpilze zu nennen, erwähnen wir folgende Angaben[4]): Das *Bac-*

1) Meyer, A., B. d. d. bot. Ges. 1905, Bd. 23, S. 349.

2) Fuhrmann, F., Beih. z. bot. Centralblatt 1908, Bd. 23[1], S. 1.

3) Burri, R., u. Allemann, O., Z. f. Unters. d. Nahr.-u. Genußm. 1909, Bd. 18, S. 449. 4) Eisenberg, P., B. C. I, Or. 1908, Bd. 48, S. 257, derselbe, ebenda 1909, Bd. 51, S. 115.

terium typhi, coli, pyocyaneum, der Diphtherieerreger[1]) bilden nie Fett als Reservestoff, wohl aber Volutin. Im Gegensatz dazu ist der Rotzerreger, dann der Milzbrandbazillus ein Fettbildner, von diesem haben wir das oben schon gehört; er bildet Fett besonders bei reichlichem Luftzutritt aus, so bei Zucht auf Agar, Kartoffel- oder Möhrenscheiben, nicht aber, wenn er in Bouillon untergetaucht lebt. —

Endlich sei darauf hingewiesen, daß man bei bestimmten Bakterienspezies überhaupt noch keine geformten Reservestoffe hat nachweisen können; diese stapeln also, wie es scheint, lediglich gelöste Reservestoffe im Protoplasma oder Zellsaft. Hier ist zu nennen der auf Möhren gezüchtete *Bac. carotarum*[2]), ferner auch *Sarcina ureae,* ein im faulenden Harn lebendes Kugelbakterium. —

Im Anschluß an die mikroskopisch auffallenden Reservestoffe sei auf einige Endprodukte des Bakterienstoffwechsels hingewiesen, soweit sie mikroskopisch oder sogar schon mit bloßem Auge als Ausscheidungsprodukte sichtbar sind. Nicht selten finden wir Oxalsäure, jene auch bei höheren Pflanzen als Sekret so häufige giftige Säure, die sich mit dem im Nährboden fast nie fehlenden Kalk zu oxalsaurem Calcium verbindet, in kristallinischer Form im Nährboden niederschlägt und an der Form der Kristalle und durch mikrochemische Reaktionen bestimmt werden kann. Daß andere kristallinische Ausscheidungen, die in Nährböden nicht selten sind, z. B. solche von Magnesium-, Calciumphosphat, nur indirekt der Lebenstätigkeit der Bakterien ihre Ausfällung verdanken, indem jene den Nährboden alkalisch machen, sei nur nebenher bemerkt.[3])

Kurz sind auch Ausscheidungsprodukte, die gleichzeitig Farbstoffe sind, an dieser Stelle zu nennen, von denen wir schon gehört haben, daß sie entweder in Form kleinerer Körnchen in der Nachbarschaft der Zellen niedergeschlagen werden, wie das z. B. bei dem Bakterium der blutenden Hostie der Fall ist, oder aber als wasserlösliche Stoffe in den Nährboden diffundieren. Als Beispiel für einen sehr häufigen wasserlöslichen Farbstoff sei das sog. Bakteriofluoreszin genannt, ein Farbstoff, der in neutraler oder schwach saurer Lösung blau, in alkalischer grün fluoresziert. Über die Bedeutung dieser Produktion fluoreszierender Farbstoffe für die Bakterien weiß man wenig. (Man vgl. Kapitel XI.)

* * *

1) Neisser, M., Hyg. Rdsch. 1903, S. 705; Ficker, M., B. C. I, Ref., 1903, Bd. 32, S. 723.

2) Koch, Alfr., Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 377.

3) Hutchinson, H. B., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 326.

Wir kommen zur Besprechung der Bewegungsweise und Bewegungsorgane der Spaltpilze. Daß nur ein Teil derselben beweglich ist, und diese nur in bestimmten Entwicklungszuständen, bzw. unter bestimmten Lebensbedingungen, haben wir schon gehört. Im allgemeinen gilt, daß die meisten schraubenförmigen Bakterien, günstige Bedingungen vorausgesetzt, beweglich sind, die Stäbchen und Kugeln nur zum Teil. Manche Fälle sind bekannt, in denen es gelungen ist, Formen, die dauernd unbeweglich schienen, in bewegliche zu überführen. So sprach man früher von einem unbeweglichen Buttersäurebazillus und stellte ihm einen beweglichen gegenüber, bis es neuerdings gelang, ihn ebenfalls durch geeignete Zuchtbedingungen in beweglicher Form zu erhalten. Von Kugelbakterien wird auch heutigentages noch, in Anlehnung an frühere Angaben häufig gesagt, sie seien zum größten Teil unbeweglich; und doch wird neuerdings gerade von diesen behauptet, daß man sie durch dauernde Übertragung auf neue Nährböden endlich alle beweglich machen könne. Wieweit das zutrifft, bleibt allerdings abzuwarten, man wird wohl gut tun, diesen Angaben etwas skeptisch gegenüberzustehen.

Will man nun eine bewegliche Form genau untersuchen, so gilt es zuerst immer zu ermitteln, unter welchen Bedingungen die Bewegung typisch und kräftig ist. Stets wird man für richtige Regulierung des Luftzutritts zum Präparat sorgen müssen. Manchmal empfiehlt es sich, die Bakterien in Nährlösungen zu untersuchen, z. B. verdünntem Fleischextrakt, da in solchen die Bewegung länger andauert als im reinen Wasser. Dies gilt z. B. für bestimmte Krankheitserreger, den Typhus- und den Cholerabazillus. Andere, wie der Heubazillus, manche Fäulnisbakterien (*Bact. termo*, *Sp. undula*) bewahren auch in Wasser ihre Bewegungsfähigkeit längere Zeit.[1]) Bei lange dauernder Zucht auf starren Böden büßen manche Arten ihre Beweglichkeit ein, andere hinwiederum nicht. —

Hat man nun gut bewegliches Material vor Augen, so sieht man sofort, daß die Bewegung der echten Bakterien eine Schwimmbewegung ohne jede Formänderung der Zelle und unabhängig vom Boden ist, und deren genauerer Betrachtung wollen wir uns jetzt zuwenden. Bei einigen abweichenden Formen (Myxobakterien u. a.) finden auch Kriechbewegungen statt; was man darüber weiß, wird später noch kurz zusammengestellt werden.

Unschwer kann man in den meisten Fällen sehen, daß das Schwimmen eine Vorwärtsbewegung unter steter Achsendrehung ist. Darüber kann

1) Pfeffer, W., Arb. a. d. bot. Inst. Tübingen 1888, II, S. 582.

zumal bei größeren Formen kein Zweifel obwalten, aber auch bei kleineren Arten ist die Drehung meistens nachweisbar. Häufig ist damit, zumal bei stäbchenförmigen Spaltpilzen, die sog. Trichterbewegung kombiniert, d. h. die Zellachse beschreibt den Mantel eines Doppelkegels, was zumal bei langsamer, gehemmter Bewegung deutlich wird. Solche Verlangsamung der Bewegung kann man nötigenfalls dadurch erzwingen, daß man den Widerstand des Mediums erhöht, indem man die Bakterien in zähflüssige Gelatine, Schleim o. ä. überträgt. Man sagt wohl auch, die Zelle „wackele" vorwärts. In noch anderen Fällen hat man die Zelle förmliche Purzelbäume schießen sehen.

Daß bei den Schraubenbakterien die Form des Körpers eine „Anpassung" an die Beweglichkeit ist — will sagen, daß diese Form die Vorwärtsbewegung erleichtert, wissen wir schon (S. 31). Man hat in bestimmten Fällen beobachtet, daß die Arten mit flachgewundenem Körper schneller um ihre Achse rotieren, als die Arten mit steilen Windungen; ist doch auch bei ersteren der Widerstand, den das Medium bietet, geringer.

Sehr häufig findet eine Umkehr der Bewegungsrichtung statt. Nur in ganz seltenen Fällen handelt es sich dabei um ein „Wenden" der Zellenachse, fast immer wird vielmehr der bisherige vordere zum hinteren Pol und umgekehrt, d. h. das Vorwärtsschwimmen wird von einem Rückwärtsschwimmen abgelöst. Diese Änderung der Bewegungsrichtung erfolgt bei Schraubenbakterien sehr rasch, bei stäbchenförmigen dauert es einige Zeit, bis nach Aufhören der Vorwärtsbewegung die gegenläufige Bewegung einsetzt.[1])

Die Bewegungsschnelligkeit ist, wie schon erwähnt, zum Teil von der Eigenart der Spezies, die man untersucht, abhängig. Man kann nicht selten beobachten, daß große plumpe Stäbchen sich schwerfällig dahinbewegen, kleinere Formen aber flink sind, ohne daß man das etwa als ausnahmslose Regel hinstellen dürfte. Einige Zahlenangaben mögen folgen: *Chromatium*, ein schon früher erwähntes Schwefelbakterium, legt in einer Sekunde 20 bis 40 μ zurück, sich in dieser Zeit drei- bis sechsmal um seine Achse drehend.[2]) Etwa ebensoschnell bewegt sich *Bac. calfactor*[3]), eine Art, die in heißen Heuhaufen nachgewiesen wurde und die bei 60° in einer Sekunde 30 μ zurücklegt. Bei Zimmertemperatur legen ferner zurück der Choleravibrio durchschnittlich 30, der Typhusbazillus 18, *Bacterium vulgare* 13, der Tetanuserreger 12, der Heubazillus

1) Reichert, B. C. I, Or. 1909, Bd. 51, S. 14.
2) Engelmann, W., Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 661.
3) Miehe, H., Die Selbsterhitzung des Heus, Jena 1907.

10 und *Bac. megaterium* 8 μ.[1]) Bestimmte Schwefelbakterien, die „Fontäneplatten" (Kap. XVI) bilden, legen 20 μ in der Sekunde zurück, usw.[2]) Daß von Außenbedingungen zumal die Temperatur von maßgebender Bedeutung für die Bewegungsschnelligkeit ist, wird nicht wundernehmen zu hören. Während, wie eben gesagt, der Heubazillus sich bei Zimmertemperatur in der Sekunde um 10 μ vorwärts bewegte, legte er bei 45 Grad 23 μ in der gleichen Zeit zurück.[3])

Inwieweit die Bewegungsrichtung von der Verteilung der Nährstoffe, des Sauerstoffs usw. im Medium abhängt, soll erst später in einem besonderen Abschnitt gezeigt werden (Kap. XI).

Nun die Bewegungsorgane! Daß es Geißeln sind, wissen wir schon. Diese Geißeln bestehen aus umgebildetem, der besonderen Funktion angepaßtem Protoplasma, sind also als „alloplastische" Organe (vgl. den Eingang dieses Abschnitts) zu bezeichnen. Daß die beweglichen Bakterien solche Geißeln, Flagellen, nach Form und Funktion denjenigen der Flagellaten zu vergleichen, besitzen, ist schon recht lange bekannt. Wenigstens hat man dieselben an einigen sehr großen Formen direkt im lebenden Zustand wahrnehmen können, wohl auch gesehen, daß sich in nächster Nachbarschaft der Stelle, an der sie dem Körper ansitzen, Strudelbewegungen im Wasser zeigten. Man hat auch am *Spirillum volutans* wahrgenommen, daß schraubenförmige Kontraktionen sich von der Geißelspitze bis zur Basis fortpflanzten, und gesehen, wie die Zelle dadurch in Bewegung gesetzt wurde, hat auch einmal beobachtet, wie die Geißelspitze eines Schraubenbakteriums an einem Fremdkörper festklebte und nun die Zelle gleichsam an der Kette lag und daran zerrte.[4]) Alle derartigen zum Teil schon aus älterer Zeit stammenden Beobachtungen haben aber nicht verhindern können, daß manche Forscher und zwar sehr verdiente Bakteriologen, die Behauptung, die Schwimmorgane bei allen beweglichen Bakterien seien Geißeln, in Zweifel zogen, da man dieselben eben nur bei einer recht kleinen Zahl von Formen wirklich wahrnehmen konnte. Der Umschwung trat ein, und die Zweifel wichen erst, seitdem man lernte, die Geißeln färberisch darzustellen und ihr Vorkommen bei allen beweglichen Arten, sowie ihre Anordnung und Form genauer zu studieren. Ganz neuerdings hat man auch die ultramikroskopische Forschung in den Dienst solcher Untersuchungen gestellt, und im folgenden soll wenigstens über die wichtigsten dieser bei Dunkel-

1) Lehmann u. Neumann, Atlas. Text, S. 46.

2) Jegunow, zit. nach Lafar, Hdb. Bd. III. S. 238.

3) Migula, W., in Lafars Hdb., Bd. I, S. 83.

4) Migula, W., System der Bakterien, Bd. 1, Leipzig 1897. Vgl. auch Winogradsky, S., Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Bakt., Leipzig 1888, S. 96.

feldbeleuchtung gemachten Beobachtungen gleichfalls berichtet werden.[1]) Doch vorher noch ein Wort über die Art, wie man Geißeln färberisch zur Beobachtung bei der üblichen Hellfeldbeleuchtung darzustellen pflegt: Zunächst gelang es, die Geißeln an Bakterien, die man hatte antrocknen lassen, zu photographieren.[2]) Später ging man zur Verwendung von Beizen über und hatte den Erfolg, daß man die Geißeln an den angetrockneten Bakterienzellen mittels Blauholzextraktes und Chromsäure sichtbar machen konnte.[2]) Heutigentages verwendet man meistens Eisentanninbeizen[3]), nach deren Einwirkung man die Bakterien mit den auch sonst üblichen Farblösungen, Karbolsäurefuchsin, Säureviolett usw., die, für sich allein angewandt, die Geißeln nicht zur Darstellung bringen würden, färbt. Dabei darf man sich nur auf wirklich gut gelungene Präparate verlassen, sonst kann man leicht durch gefärbte Niederschläge, Schleim usw. zu Irrtümern veranlaßt werden.[4]) Daß ausnahmsweise dicke Geißeln einiger weniger Formen, die man auch ohne Färbung bei gewöhnlicher mikroskopischer Betrachtung schon sehen kann, nicht erst gebeizt zu werden brauchen, ehe man sie färbt, ist selbstverständlich. Endlich sei auch erwähnt, daß man in allerneuester Zeit versucht hat, Geißeln der direkten Beobachtung zugänglich zu machen, indem man die Bakterien in einer Tuscheemulsion beobachtet, und zwar in einigen günstigen Fällen mit Erfolg.[5]) —

Betrachtet man nun Geißelpräparate, die in der üblichen Weise gebeizt und gefärbt sind, so sieht man die Geißeln als zarte, längere oder kürzere Fäden, die scheinbar von der Oberfläche der Zelle entspringen und in geschlängeltem Verlauf dem Objektträger oder Deckglas angetrocknet sind, im Leben also offenbar Schraubenwindungen beschrieben. Schon aus diesem Anblick kann man schließen, daß dieselben schraubenförmige Kontraktionen ausführen und so die Zelle in drehende Vorwärtsbewegung versetzen.

Die Dicke der Geißeln ist bei den verschiedenen Arten verschieden, wie schon längere Zeit bekannt ist und neuerdings noch genauer festgestellt wurde. Bei *Spirillum volutans* wird sie von einem Forscher auf 0,02 bis 0,03 μ geschätzt, von einem andern auf 0,05 bis 0,06 μ veranschlagt. Diese Schätzung ist auf Grund der Beobachtung lebender Zellen

1) Es sei in dieser Beziehung ein für allemal verwiesen auf Reichert, B. C. I, Or. 1909; Bd. 51, S. 14, Fuhrmann, F., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 129.

2) Rob. Koch.

3) F. Löffler; vgl. Migula, W., System der Bakterien, Leipzig 1897, Bd. 1, S. 101.

4) Vgl. u. a. Kellermann, K. F., Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 133.

5) Gins, H., B. C. I, Or. 1909, Bd. 52, S. 670.

gemacht worden. Gebeizte Geißeln sind natürlich dicker, als sie in lebendem Zustand waren.

Was die Entstehung der Geißeln anlangt, so zeigen sie sich zuerst als kurze Fortsätze, welche heranwachsen. Früher nahm man an, dies Wachstum sei ein rasches, während neuere Untersuchungen[1]) ergeben haben, daß es langsam erfolgt, dafür aber recht lange Zeit dauert, und zwar so lange, als die Zelle lebt. Bei *Spirillum volutans* wird die durchschnittliche Länge der Geißeln auf 12 bis 18, von anderer Seite auf 20 μ angegeben, doch sind auch 72 μ lange Geißeln nachgewiesen worden, die offensichtlich nicht mehr besonders gut als Bewegungsorgane taugen. Da somit die Länge der Geißeln bei ein und derselben Art wechselt, kann nicht viel Allgemeingültiges darüber, wie über die Zahl der Schraubenumgänge gesagt werden. Die Zahl dieser Umgänge beträgt bei stäbchenförmigen Spaltpilzen im Durchschnitt etwa vier bis sieben, bei Spirillen aber ist sie geringer. Übrigens kann die durchschnittliche Länge der Geißeln, trotzdem sie schwankt, doch als Artmerkmal benutzt werden. Bestimmte Kugelbakterien sind durch auffallend lange Geißeln charakterisiert. Für die Stäbchenformen gilt, daß solche, die klein sind, Geißeln besitzen, deren Durchschnittslänge größer als der Längsdurchmesser der Zelle ist. Mittelgroße Stäbchen besitzen meistens Geißeln von etwa derselben Durchschnittslänge wie die Zelle, und große Stäbchen haben oft verhältnismäßig kurze Geißeln. —

Um einige Zahlen anzugeben: Der Abstand der beiden Endpunkte der Geißel beträgt bei *Bact. vulgare* durchschnittlich 10, bei *Bact. typhi* 12 μ, die absolute Länge (Geißel gerade gestreckt gedacht) in beiden Fällen 26 μ; sie ist also erheblicher als bei dem größeren *Spirillum volutans*. —

Wie oben gesagt, sieht es in den meisten Fällen so aus, als ob die Geißeln direkt der Zellhaut entsprängen, wenigstens erwecken gebeizte und gefärbte Präparate häufig diesen Eindruck. Schon längere Zeit hat man aber, zum Teil infolge theoretischer Erwägungen, zum Teil auch durch direkte Beobachtung[2]) großer Bakterien veranlaßt, geschlossen, daß der Schein in jenen Fällen trügt, und daß die Geißeln Fortsätze des lebenden Cytoplasmas sind, die durch enge Poren in der Zellwand nach außen treten. Und mittels vervollkommneter Methoden der Neuzeit ist es gelungen, das für *Spirillum volutans* ganz sicher zu stellen.[3]) Nicht selten reißen Geißeln ab, und es ist schon sehr lange Zeit beobachtet

1) Reichert a. a. O.
2) Ellis, D., B. C. I, Or. 1903, Bd. 33, S. 1.
3) Fuhrmann, F., a. a. O.

worden, daß solche abgerissenen Geißeln sich oft zu großen „Zöpfen" verfilzen und verflechten, die dann im Präparat einen sehr eigenartigen Eindruck machen, wohl auch für andere Organismen gehalten worden sind. Der Kuriosität halber sei erwähnt, daß *Bac. Brandenburgensis*, der die Faulbrut der Bienen bedingen kann, Veranlassung zu derartigen Zöpfen gibt, und daß man sie in 22 Jahre alten Faulbrutmassen noch angetroffen hat.[1]) Es gelingt nun, an solchen abgerissenen Geißeln nicht selten zu beobachten, daß sich an ihrem basalen Ende ein kleines Knöpfchen befindet. Wie man[2]) bei *Spirillum volutans*, dessen Geißeln ein polständiges Büschel bilden, beobachtet hat, ist das so zu erklären, daß dieses Geißelbüschel einem kurzen Protoplasmafaden aufsitzt, welcher durch Jodlösung, Färbung usw. sichtbar zu machen, die Zellhaut durchsetzt. An seinem außerhalb der Zellhaut befindlichen Ende verbreitert er sich etwas, und dieser Verbreiterung sitzen die Geißeln mit ihrer Basis auf. Innerhalb der Zelle endet er in einem kleinen Knöpfchen, das sich Farbstoffen gegenüber verhält wie „Chromatin", und zwar noch typischer wie die Chromatinkörnchen bzw. Kerne der Bakterienzelle, von denen im vorigen Abschnitt die Rede war, da es sich auch mit Methylgrün, dem klassischen Färbemittel für Chromatin, färben läßt. Dies Körnchen verdient deshalb unser besonderes Interesse, weil man auch bei anderen begeißelten Mikroben an der Geißelbasis solche Körnchen nachgewiesen hat. Man bezeichnet es bei diesen als „Blepharoplast" und erblickt in ihm ein sog. Bewegungszentrum, von dem aus die Geißeln ihre Bewegungsantriebe erhalten sollen. Auch als motorischer Zellkern wird dieser Blepharoplast bezeichnet. In jugendlichen Spirillenzellen konnten auch an einem Pol zwei Blepharoplasten nebeneinander beobachtet werden, was vielleicht darauf hindeutet, daß sie sich durch Teilung vermehren.

Diese Beobachtungen sind übrigens neuen Datums, darum ist ein abschließendes Urteil über ihre Bedeutung noch unmöglich: soviel erscheint aber ganz sichergestellt, daß es sich nicht um Verwechslung mit Volutin oder anderen Reservestoffkörnchen handelt. Abgesehen von dem genannten Spirillum hat man noch bei *Spirillum sputigenum*, einer Form mit seitenständigem Geißelbüschel und bei dem *Vibrio cholerae*, der eine endständige Geißel hat, einen derartigen „Basalkörper" beobachten können.[3]) Man wird abwarten müssen, ob es gelingt, auch bei kleineren, z. B. stäbchenförmigen Bakterien etwas Derartiges nachzuweisen, und da lenkt sich der Gedanke ganz unwillkürlich auf jene Polkörner, die z. B.

1) Maaßen, A., Arb. a. d. k. biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtsch. 1908, Bd. 6, S. 53.

2) Fuhrmann, F., a. a. O.

3) Yamamoto, J., B. C. I, Or. 1909, Bd. 53, S. 38.

beim Typhusbazillus beobachtet worden sind (S. 134). Es ist mir nicht bekannt, ob der Gedanke schon ventiliert worden ist, daß diese Polkörner Bewegungszentren seien; auffallend wäre das besonders darum, weil der Typhusbazillus kein Geißelbüschel am Pol, sondern zahlreiche auf die Längsseiten der Zelle verteilte Geißeln besitzt. Die Frage, wie ein harmonisches Zusammenarbeiten dieser Geißeln möglich ist, ob besondere Strukturen vorhanden sind, die ein solches zur Folge haben, wäre ohnehin noch zu beantworten. Auch beim Pestbazillus war von Polkörnchen die Rede. Nun gilt der Pestbazillus im allgemeinen für unbeweglich, und für diesen Fall könnten diese Polkörner natürlich keine Bewegungszentren sein. Wohl aber wäre das denkbar, wenn die Forscher recht hätten, die im Gegensatz zur herrschenden Meinung dem *Bact. pestis* Bewegungsorgane, und zwar eine endständige (oder zwei seitenständige Geißeln?) zuschreiben.[1])

Wie sich nun auch unsere Anschauungen über Blepharoplasten bei Bakterien weiter entwickeln mögen, soviel kann keinem Zweifel unterliegen, daß auch bei kleinen Formen, bei denen man den Ursprung der Geißeln noch nicht mit Sicherheit hat erkennen können, dieselben Fortsätze des in der Zellhaut steckenden lebenden Protoplasmas sind, also alloplastische Organe, die aus ihm durch entsprechende Umwandlung hervorgehen; was ihre Konsistenz anlangt, so muß man annehmen, daß sie größer ist als die des gewöhnlichen Cytoplasmas; ihre Struktur muß recht kompliziert sein, das ersehen wir aus der Bewegungs- und Kontraktionsfähigkeit, doch hat man von einer Struktur bis jetzt nichts wahrnehmen können. Beim Choleravibrio sollen die Geißel am freien Ende ein kleines Knöpfchen haben. Ein Entspringen der Geißeln von der Oberfläche der Zellhaut, wie es einzelne Forscher angenommen haben, z. B. der Entdecker des *Bac. Bütschlii*, für diese Form wäre ja überhaupt nur dann verständlich, wenn man den Bakterien keine tote Zellhaut, kein ergastisches Gebilde als Zellhülle, sondern statt ihrer eine Pellicula, also ein alloplastisches Organ oder extramembranöses Protoplasma zuschriebe, und daß das unsern anderweitigen Erfahrungen widerspricht, haben wir schon gesehen.

Besonders eingehend hat man mit Hilfe gebeizter und gefärbter Präparate die Zahl und die Verteilung der Geißeln an der Oberfläche der Bakterienzelle untersucht, und es hat sich ergeben, daß hierin konstante Merkmale liegen, die man als Artmerkmale mit heranziehen und auf Grund deren man somit die Bakterien in verschiedene Gruppen einordnen kann.

1) Vgl. Lehmann u. Neumann, Atlas. Text, S. 280.

Die erste Gruppe umfaßt die polar begeißelten Formen, die entweder eine einzige polständige Geißel haben oder ein polständiges Geißelbüschel. Erstere nennt man monotrich, letztere lophotrich.

Monotrich-polar begeißelt sind z. B. die Vibrionen, so *V. cholerae asiaticae*, ferner einige Stäbchen. Als monotrich-polar begeißelt dürfen wir ferner eingeißelige Kugelbakterien benennen; die Pole sind bei diesen dadurch bestimmt, daß wir die Teilungsebene der Zelle als Äquator bezeichnen.

Lophotrich-polar begeißelt sind vor allem die Spirillen, sodann wiederum bestimmte Stäbchenformen. Bei allen genannten polar begeißelten Spaltpilzen besitzt die Zelle zunächst nur an einem Pol die Geißel bzw. das Geißelbüschel. Erst längere oder kürzere Zeit vor der Teilung bildet auch der andere Pol eine solche aus, die Zelle ist dann an beiden Polen, die Tochterzellen nach erfolgter Zellteilung zuerst wieder nur einpolig begeißelt. Bei Vibrionen pflegt der unbegeißelte jüngere Pol erst unmittelbar vor der Zellteilung seine Geißel auszubilden. Bei Spirillen läßt derselbe Pol vielfach schon sofort nach erfolgter Teilung ein Geißelbüschel hervorsprossen, so daß bipolar begeißelte Zellen bei jenen selten, bei diesen aber recht häufig anzutreffen sind.[1])

Im Gegensatz zu den polar begeißelten Formen stehen die lateral begeißelten; das sind die meisten Stäbchen. Früher bezeichnete und auch heute noch bezeichnet man sie als peritrich, richtiger aber ist offenbar der Ausdruck lateral begeißelt, da die Querwände hier, wie man angegeben findet, keine Geißeln tragen, sondern ausschließlich die Längswände; das gilt wohl jedenfalls für die Mehrzahl der Fälle, vielleicht machen manche Formen eine Ausnahme (*B. Bütschlii*). Während man früher annahm, daß die Geißeln in etwa gleichen Abständen auf den Längswänden verteilt seien, scheint es nach neueren Angaben, daß sie in Wirklichkeit in Büscheln auf denselben angeordnet sind, übrigens je nach der vorliegenden Art in größerer oder geringerer Zahl. Die korrekteste Bezeichnung für sie wäre also lateral-lophotriche Formen.

Kugelbakterien, die mehrere Geißeln an der Zelle haben, pflegt man als peritrich begeißelt zu bezeichnen. Doch dürften weitere Untersuchungen geboten sein, um festzustellen, ob nicht in vielen Fällen die Geißeln auch hier lophotrich angeheftet sind, und zwar polar (die Teilungsebene wiederum als Äquator der Zelle gedacht) (Abb. 37).

Wie sich bei den lateral (peritrich) begeißelten Formen die Zahl der Geißeln vermehrt während des Längenwachstums der Zelle, ist noch unbekannt. Wahrscheinlich schieben sich neue Geißeln, bzw. neue Geißelbüschel

1) Reichert a. a. O.

zwischen die alten ein. Jedenfalls kann man bei Stäbchen längere und kürzere Geißeln nebeneinander beobachten. Die Büschel lophotrich-polarer Formen scheinen stets aus gleichlangen Geißeln zu bestehen, was durchaus begreiflich ist, da alle Geißeln eines Büschels dasselbe Alter haben.

Mit Hilfe ultramikroskopischer Forschung hat man nun über Gestalt und Wirkungsweise der Geißeln noch das Folgende ermittelt:

Was die Dicke[1]) der Geißeln angeht, so ergab sich, daß die Halbschrauben, also die Vibrionen (*Vibrio cholerae asiaticae, Vibrio Finkleri* u. a.), die derbsten Geißeln haben; sie sind so derb, daß man sie bei Dunkelfeldbeleuchtung in allen Medien, in denen sich die Vibrionen bewegen, gut sehen kann. Dünner sind die einzelnen Geißeln der Spirillen (vom Typus des *Sp. volutans*). Um diese ultramikroskopisch sichtbar zu machen, empfiehlt es sich, die Zellen in schwachen Salz- oder Säurelösungen zu untersuchen, da, wie man glaubt, diese Stoffe von der Geißel adsorbiert werden und sie dadurch deutlicher wird. Noch zarter sind die Geißeln der Stäbchenbakterien. Hier gelingt es nur dadurch, sie an der lebenden Zelle sichtbar zu machen, daß man die Bakterien in zähe Flüssigkeiten bringt, z. B. verdünnte Gelatinelösung, welche die Geißeln zu dickeren Strängen zusammenkleben macht. Es ist übrigens, wie oben kurz angedeutet, schon lange bekannt, daß sich unter den Stäbchenbakterien Arten mit dikkeren und solche mit dünneren Geißeln finden. So hat *Bact. vulgare* sehr zarte, der Typhusbazillus recht derbe Geißeln. Es ist also wohl möglich, daß sich mit Hilfe des Ultramikroskops auch noch Abweichungen von der eben genannten Regel zeigen werden.

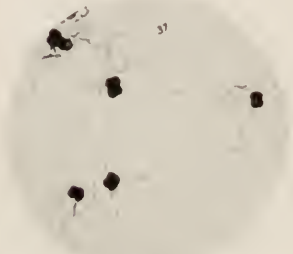


Abb. 37.
Planosarcina ureae.
Reinkultur auf Agar
(Vergr. 750.)
Phot. v. Zettnow, aus Kolle-Wassermann, Hdb. d. path. Mikr.

Es hat sich nun weiter auch bei ultramikrospischer Forschung bestätigt, daß überall da, wo man Schwimmbewegungen echter Bakterien beobachtet hat, auch Geißeln nachweisbar sind. Besonders wichtig sind aber die neuesten Untersuchungen über das Verhalten der Geißeln während der Bewegung:

Hier hat sich nämlich gezeigt, daß überall da, wo mehrere Geißeln als Büschel an der Zelle sitzen, sie nicht einzeln, sondern zu einem oder mehreren Geißelschöpfen vereint, schwingen.[2]) Bei *Spirillum volu-*

1) Reichert a. a. O.
2) Swellengrebel, N. H., B. C. I. Or. 1909, Bd. 49, S. 529. Reichert a. a. O.

tans z. B. sind meist die Geißeln eines Zellpols, 15 bis 25 an der Zahl, zu einem, seltener zwei bis drei solchen Schöpfen vereint. An lateral begeißelten Zellen sind deren eine ganze Zahl tätig. Schon an gebeizten und gefärbten Präparaten war es dem Mikroskopiker früher häufig aufgefallen, und zwar unliebsam, daß die Geißeln oft wie verklebt erschienen. Nun zeigt sich also, daß das ihr normales Verhalten während der Bewegung ist. Hypothetisch war diese Meinung früher schon einmal geäußert worden.[1]) Kommt die Zelle zur Ruhe, so können sich unter gewissen Bedingungen die Geißeln „entfalten" und so kommen die Bilder zuwege, die man meistens an gefärbten Präparaten zu sehen bekommt. Es ist klar, daß diese normalen Geißelschöpfe etwas anderes sind, als jene zopfartigen Bildungen, die aus abgerissenen Geißeln bestehen und von denen oben die Rede war.

Was die Richtung der Geißeln und Geißelschöpfe bei der Bewegung anlangt, so weiß man jetzt folgendes:

Die verhältnismäßig derbe Geißel der Vibrionen ist stets vom Körper weggewendet. Geht also der Geißelpol voran, so geht die Geißel mit ihrer Spitze voran; andernfalls schaut sie nach rückwärts. (Von Chromatium liegt eine ältere Angabe vor, derzufolge der Geißelpol stets der vordere sein soll; es müßte sich dann die Zelle bei Umkehr der Bewegungsrichtung stets wenden; vgl. oben S. 139).

Bei Spirillen sieht man das Geißelbüschel stets oder fast stets nach rückwärts gerichtet. Geht also der Geißelpol voran, so ist der Geißelschopf locker um den Körper gewunden, andernfalls vom Körper frei. Handelt es sich um Spirillen, die beidpolig begeißelt sind, so ist das am Vorderpol befindliche Büschel um die Zelle gewunden, das andere, hinten befindliche frei, und nur das letztere arbeitet (vgl. Abb. 38).

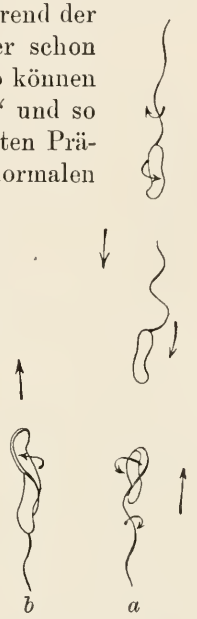


Abb. 38.

Spirillum sp.,

a einpolig begeißelte Individuen. Geißelschopf rechts herum, Zelle links herum rotierend.

b zweipolig begeißeltes Individuum. Nur die nach rückwärts gerichtete Geißel betätigt sich und setzt durch Rechtsrotation die Zelle in Linksdrehung und Vorwärtsbewegung; vorderer in Ruhe befindlicher Schopf in linksgängigen Schraubenwindungen um die Zelle gewickelt.

Nach Reichert.

Ähnliches gilt für lophotrich begeißelte Stäbchen und Kugelbakterien.

Auch bei lateral begeißelten Stäbchen sind die in Mehrzahl vorhandenen Geißelschöpfe nach hinten gerichtet. Wechselt das Stäbchen seine Bewegungsrichtung, d. h. beginnt es rückwärts zu schwimmen, so

1) Bütschli, O., Arch. f. Protk. 1902, Bd. 1, S. 41.

sieht man, wie die Schöpfe plötzlich nach vorn schnellen und die Bewegungsrichtung sich umkehrt. Wir verstehen es jetzt auch, wenn wir hören, daß diese Umkehr bei Spirillen rascher vor sich geht als bei lateral begeißelten Stäbchen: Bei diesen vergeht eben längere Zeit, bis die in größerer Zahl vorhandenen Schöpfe sich umgewendet haben und koordiniert miteinander in umgekehrter Richtung zu arbeiten beginnen.

Nicht ohne Interesse ist es auch, die Bewegung von Kugelbakterien, die zu Zellpaketen vereint sind, genauer zu beobachten. Sie bewegen sich lebhaft unter Linksrotation (vgl. Anm. a. S. 149) vorwärts, die rückwärts gerichteten Geißeln arbeiten gleichsinnig rechts herum und unterstützen sich so in ihrer Wirkung. Solche energische Vorwärtsbewegung kann aber unter Umständen einer langsameren Platz machen, die Pakete kollern hin und her, die Koordination der Bewegung der Geißeln ist dann aus diesem oder jenem Grund gestört, daher auch die Vorwärtsbewegung des Ganzen.

Wir wenden uns nun noch einigen Angaben der Neuzeit über Ruhegestalt und Bewegungsform der Geißel, sowie über den Bewegungsmechanismus zu, indem wir uns darauf beschränken, *Spirillum volutans* zu beobachten, bei welcher Form diese Punkte am genauesten durchgearbeitet wurden.

Die Ruhegestalt des aus 25 Geißeln bestehenden Geißelschopfes ist, wie auch in allen andern Fällen, eine Schraube, und zwar eine solche von ganz bestimmter Gestalt; man kann Ganghöhe wie Durchmesser der Schraubenwindungen feststellen. Diese Schraube ist nicht auf einen Zylinder, sondern auf einen Kegelmantel aufgewickelt zu denken, so zwar, daß die Durchmesser der Windungen am proximalen Ende (d. h. in der Nähe der Zelle) größer sind als am distalen. Beginnt nun die Bewegung, so verkürzt sich der Geißelschopf scheinbar; in Wirklichkeit verkleinert sich die Steighöhe der Windungen, und zwar um so beträchtlicher, je schneller die Bewegung wird. Der Übergang von der Ruhe- in die Bewegungsform findet schnell, ruckweise, statt, der umgekehrte Übergang beim Aufhören der Bewegung langsam. Durch bestimmte chemische Eingriffe, Wirkung von Morphium u. a., kann man die Windungen des Geißelschopfes verflachen und sonst seine Gestalt beeinflussen.[1])

Wir können uns nun die Wirkungsweise einer Spirillengeißel in folgender Weise klar machen: Setzt die Bewegung ein, so kontrahiert sich am einen Ende, z. B. an der Spitze, eine Querzone an einem Punkt ihres Umfanges. Diese Kontraktion setzt sich einmal einseitig auf der betreffenden Querzone fort, pflanzt sich aber auch parallel der

1) Fuhrmann, F., a. a. O.

Längsachse der Geißel auf die anstoßende Querzone fort, auf welcher sich nun wiederum die Kontraktion senkrecht zur Geißelachse in derselben Richtung wie in der ersten Querzone fortpflanzt, und das geht so weiter bis zur Basis der Geißel bzw. des Schopfes. Die Kontraktionslinie umwandert die Geißeloberfläche, und jede Querzone ist der folgenden in der Kontraktionsphase etwas voraus. So wird die Gestalt der Geißel eine Schraube mit Windungen, die flacher sind, als sie es in der Ruhelage waren. Je schneller sich die Kontraktionen auf jeder Querzone im Verhältnis zur Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der Längsachse der Geißel fortpflanzen, um so mehr Schraubenumgänge entstehen an einer Geißel. Man kann sich alles das leicht an einem weichen Wachslicht als Modell klar machen.

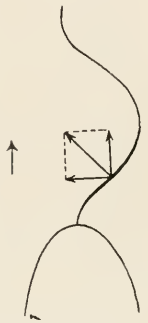


Abb. 39.

Die Geißel sitzt am vorderen Pol und besitzt die Gestalt einer Schraubenlinie.

„Ist die Schraube rechts gewunden und rotiert sie rechts herum, derart, daß, von hinten gesehen, sich jeder ihrer Punkte von links nach oben und über rechts nach unten bewegt, dann übt sie infolge des Widerstandes der Flüssigkeit ein Kraftmoment ↖ aus, das sich in die beiden senkrechten Komponenten ↑ und ← zerlegen läßt; die erstere bewirkt Vorwärts-, die letztere Drehbewegung der Zelle."

Von Bütschli konstruiert für ein eingeißeliges Flagellat; gilt auch für einen Vibrio, der mit dem Geißelpol nach vorn vorwärts schwimmt.

Nach Bütschli aus Reichert.

Diese schraubenförmigen Kontraktionen umlaufen die Geißel nun stets rechts herum, d. h. von hinten auf die Geißelspitze gesehen, in der Richtung des Uhrzeigers. Die Spirillenzelle ist im Gegensatz dazu immer links herum gewunden. Dreht sich nun das Geißelbüschel rechts herum, so entsteht ein Kraftmoment infolge des Widerstandes des Wassers, welches wir in zwei zerlegen können. Das eine bedingt Linkstorsion, das andere Vorwärtsbewegung der Zelle; damit stimmt auch die Beobachtung, daß die Zelle links gewunden ist.

Man hat eine Schwierigkeit für diese Auffassung daraus herleiten wollen, daß Zelle und Geißelschopf fest miteinander verbunden sind, daß sich also der Geißelschopf nicht unabhängig von der Zelle zu bewegen vermag, wie es etwa die Schraube eines Dampfers kann. Somit zwingt die links rotierende Zelle dem Geißelschopf eine Torsionsrichtung auf, die seiner eigenen entgegengesetzt ist. Da ist aber nur die Annahme nötig, daß die Kontraktionslinie die Geißeln so schnell umläuft, daß die ihnen von der Zelle aufgenötigte Linksdrehung durch ihre eigene Rechtsdrehung weit überkompensiert wird, somit keine wesentliche Rolle spielt.[1])

Wir haben hier den Bewegungsmechanismus nur im schnellsten

1) Nach Reichert. „Rechts" und „Links" stets im Sinn der Physik.

Flug gestreift, wer sich näher dafür interessiert, muß auf die Originalliteratur verwiesen werden. Soviel wird aber aus unserer skizzenhaften Darstellung hervorgehen, daß der Bau des ganzen Bewegungsapparates sowie jeder Geißel ganz außerordentlich kompliziert sein muß, nicht nur wegen der eigenen Bewegungstätigkeit jeder Geißel, sondern auch darum, weil alle Geißeln gemeinsames Spiel machen müssen. Gleichwohl ist, wie schon erwähnt, von einer besonderen Struktur nichts oder kaum etwas an der Geißel zu erkennen, ein beredtes Zeichen dafür, wie wenig, man könnte versucht sein zu sagen: grenzenlos wenig man selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln von den Strukturen sehen kann, auf denen die Lebenstätigkeit beruht.

Wir haben nun noch auf die rücksichtlich ihrer Mechanik ganz ungenügend bekannten Kriechbewegungen einiger Bakterien einzugehen, welche von „echten" Bakterien mehr oder minder deutlich abweichen. Von den Schwimmbewegungen unterscheiden sich also diese Kriechbewegungen dadurch, daß sie nur vor sich gehen können, wenn die Zelle oder doch bestimmte Punkte derselben unterstützt sind. Bei keiner der hierher gehörigen Formen hat man besondere Bewegungsorgane nachweisen können. Die Zelle ist aber mehr oder minder „flexil", d. h. vermag ihre Form zu ändern, und mit dieser Flexilität hängt auch die Bewegungsfähigkeit zweifellos zusammen, Einzelheiten sind aber, wie gesagt, unbekannt; Gallert- und Schleimausscheidungen sind vielleicht irgendwie dabei mit beteiligt. Auch die Eigenschaft, die man als Flexilität der Zelle bezeichnet, ist vielleicht nicht überall dieselbe, muß also auch noch genauer untersucht werden[1]), denn der Zellenbau der mit Kriechbewegung ausgestatteten Formen ist verschieden. Die Schwefelbakterien, wie *Beggiatoa*, haben eine richtige Zellhaut, während bei den Schleimbakterien eine solche nicht nachweisbar ist, statt ihrer eine Hülle, die wir als Pellicula bezeichnen können.

Zunächst einige Schwefelbakterien. Die oben beschriebene einzellige *Thiophysa* wälzt sich träge auf ihrem Substrat dahin, macht wohl auch ruckweise Bewegungen. Die Fäden der Gattung *Beggiatoa* kriechen dahin, indem sie sich um ihre Achse drehen, dabei mit der vom Substrat sich etwas abhebenden Spitze eine Schraubenlinie beschreibend. Auch hier sind Bewegungsorgane unbekannt; man sieht, wie während der Bewegung Kontraktionswellen über den ganzen Faden dahinlaufen. Häufig sieht man, daß die langen Beggiatoafäden nicht gerade bleiben, sondern sich mannigfach verschlingen, woraus die Flexilität der Zellen sich ohne weiteres ergibt. Die Krümmungen, die zu

1) Fischer, Alfr., Vorles. üb. Bakt. 2. Aufl., S. 18.

diesem Sichverschlingen führen, sind aber nicht etwa aktiv, wie z. B. die Schraubenbewegungen der Geißeln, sondern so zu erklären, daß dem Faden durch das Substrat, z. B. kleine Sandpartikelchen usw., zwischen denen er sich hindurchwindet, diese Krümmungen aufgezwungen werden. Unabhängig von derartigen Partikeln bewegt sich *Beggiatoa* geradlinig vorwärts.[1]) Andere Schwefelbakterien, die Gattung *Thiothrix*, bestehen aus festsitzenden Fäden. Die Enden des Fadens können sich ablösen, dahinkriechen, sich wieder festsetzen und neue Fäden bilden, und zwar geschieht das in folgender Weise: „Ein terminales Stück des Fadens wird abgegliedert und stellt ein 8 bis 9 μ langes Stäbchen dar, das nur durch die gallertige Scheide mit dem Faden verbunden bleibt. Bald wird dies Endstück beweglich. Zunächst ist es ein kaum merkliches Zittern, dann beginnt das Stäbchen zu schwanken ... Die Bewegungen sind im ganzen träge und wechseln mit Ruhepausen ab. Auffallend ist es, daß das Fadenende mit dem Stäbchen aufhört, frei zu flottieren, und dem Glas sich anheftet ... Die Ablösung des Stäbchens geht aktiv vor sich. Dasselbe beginnt auf dem Glas sehr langsam fortzukriechen, wobei es den Mutterfaden in Mitleidenschaft zieht. Infolgedessen wird dieser gewaltsam ausgestreckt oder gebogen, und endlich reißt er vom Stäbchen ab und schnellt wie eine gespannte Feder zurück. Sind die Fäden der *Thiothrix* sehr lang, so können sich auch mehrere Stäbchen hintereinander abgliedern.“[2])

Abb. 40.
Thiothrix nivea.
a Gruppe von jungen Fäden, festsitzend. *b* ein Faden mit abgegliederter „Stäbchenkonidie“.
(Vergr. ca. 1050.)
NB. Scheidewände in den Fäden unsichtbar.
Nach Winogradsky.

Sonderbar ist auch die Bewegungsweise der Schleimbakterien; sie kriechen auf der Unterlage, auch am Oberflächenhäutchen des Tropfens, in welchem man sie beobachtet, auch wohl im selbst produzierten

1) Kolkwitz, R., Ber. d. d. bot. Ges., 1897, Bd. 15, S. 410. Vgl. auch Correns, C., Ber. d. d. bot. Ges., 1897, Bd. 15, S. 139.
2) Winogradsky, S., Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Bakt., Leipzig 1888, S. 36.

Schleim dahin, ohne Rotation um die Längsachse.[1]) Schwimmen können sie nicht, sinken vielmehr im Wasser sofort unter. Oft krümmen sich ihre äußerst flexilen Zellen sehr stark, knicken förmlich zusammen, so wenn sie zwischen zwei Hindernissen hindurch müssen, oder auch, wenn sie seitlich von einer andern beweglichen Mikrobenzelle gerammt werden. Eine aktive Krümmung liegt hier offenbar ebensowenig vor wie bei *Beggiatoa*. Über den Bewegungsmechanismus ist auch hier nicht das Allergeringste bekannt. Geißeln können nicht nachgewiesen werden, ihre Existenz ist auch bei der Art der Bewegung nicht zu erwarten.[2]) — Die Kriechbewegung ist begreiflicherweise langsamer als die Schwimmbewegung der begeißelten Arten; einige Schleimbakterien legen pro Minute nur 2 bis 3, andere 5 bis 10 μ zurück. Die eben geschilderten Stäbchen von Thiothrix bringen in 1 bis 3 Stunden einen Weg von nur 50 bis 100 μ hinter sich.

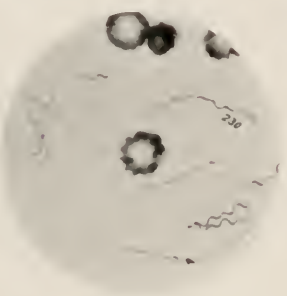


Abb. 41.
Spirochaete Obermeieri.
In menschlichem Blut. Mit Fuchsin gefärbt.
(Vergr. 750).
Phot. v. Zettnow, aus Kolle-Wassermann, Hdb. d. path. Mikr.

Ein Wort über die Gattung *Spirochaete*, die man, früher und auch heute noch, wegen äußerlicher Ähnlichkeit mit Spirillum zu den Schraubenbakterien stellte. Es sind aber offenbar ganz andersartige Wesen, die mit lebhaft schlängelnder Bewegung ihrer flexilen lang gestreckten, dünnen Zellen sich vorwärts bewegen. Sie haben z. T. Geißeln oder geißelähnliche Bewegungsorgane, z. T. auch eine eigenartige, der Zelle längs angewachsene, „undulierende" Membran, durch deren Bewegung sie vorwärtskommen. Es sind z. T. harmlose Wesen, Sumpfbewohner, Bewohner der menschlichen Mundhöhle, z. T. aber auch gefährliche Krankheitserreger in dieser Gattung anzutreffen. Wenn sie auch jetzt noch häufig bei den Bakterien abgehandelt werden, so hat das nur historische Gründe. Wir wollen auf sie nicht weiter eingehen (Abb. 41).

Wir wollen endlich darauf hinweisen, daß man Bakterienkolonien kennen gelernt hat, die sich als Ganzes dahinbewegen. Dies gilt für eine Gattung der Purpurbakterien, die den Namen *Amoebobacter*[3]) erhalten hat — eine der interessantesten, gleichwohl noch wenig bekannten Bakteriengattungen. Es war oben schon die Rede von eigenartigen

1) Baur, E., Arch. f. Protk. 1904, Bd. 5, S. 92.
2) Vahle, E., B. C., II, 1910, Bd. 25, S. 178.
3) Winogradsky, S., Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Bakt., Leipzig 1888.

Zysten, die bei manchen Milchsäurebakterien unter abnormen Bedingungen gebildet werden (S. 97). Zu solchen Zystenbakterien ist nun auch Amöbobakter zu zählen. Man sieht innerhalb einer Hülle dichtgedrängt Kurzstäbchen liegen, und zwar gehören diese zu den Purpurbakterien. Beobachtet man solche Zysten, so sieht man, wie sie keimen: die Zystenhülle platzt und der Inhalt tritt heraus. Die Zellen trennen sich nun nicht voneinander, bleiben vielmehr zu Klumpen vereint, in denen die Zellen je nach den Bedingungen bald dichter, bald lockerer gelagert sind, und die als Ganzes amöbenartig umherkriechen; dabei findet Zellvermehrung statt. Die Zellen teilen sich stets nur nach einer Richtung des Raumes, nachträgliche Verschiebungen derselben führen zur unregelmäßigen, klumpigen Gestalt; bei der Bewegung gewinnt man den Eindruck, als ob einzelne Zellen sich von den andern trennen wollten, doch werden sie immer wieder in die Kolonie „eingezogen", endlich aber zerfällt eine solche Kolonie in mehrere, so daß schließlich aus einer großen viele kleine hervorgehen können; man nimmt an, daß die Zellen einer Kolonie durch Protoplasmafäden verbunden sind und auf diese Weise der Zusammenhalt bewirkt wird, freilich ist es nicht gelungen, solche Verbindungen nachzuweisen; hier liegt der erste Fall vor, in welchem man aus Zusammenhang und koordinierten Bewegungen mehrerer vereinigter Zellen auf das Vorhandensein von Plasmaverbindungen bei Spaltpilzen geschlossen hat (vgl. auch S. 159). Man hat drei Arten dieser eigenartigen Gattung beschrieben. Sie finden sich häufig in Massenkulturen von Schwefelbakterien.

Anhangsweise erwähnen wir noch, daß auch Kolonien von großen Bakterien mit endständigen Sporen beschrieben sind, die sich als Ganzes über die Oberfläche der Agarplatten dahinwälzen.[1])

1) Müller, Reiner, Münch. med. Wochschr. 1909, Nr. 17.

Kapitel VI.

Morphologie der Bakterienzelle, IV. Zellteilung, Sporenbildung und -keimung.

Um die Lehre von der Gestalt der Bakterienzelle zu vervollständigen, müssen wir nun hauptsächlich noch zwei Fragen genau behandeln: Das Zellwachstum und die Zellteilung, sodann die Sporenbildung, und wir wollen mit dem ersteren Punkt beginnen, den wir ja früher nur in groben Zügen kennen gelernt haben. Sollte es unsere Aufgabe sein, einen lebhaft beweglichen Spaltpilz bei der Teilung zu beobachten, so empfiehlt es sich, denselben in ein zähes Medium zu übertragen; denn wir können als allgemein gültige Regel vorausschicken, daß die Bewegung bei der Teilung nicht eingestellt wird, wie das in der Regel bei Flagellaten der Fall ist (vgl. Einleitung, S. 20).

Betrachten wir zuerst (Abb. 22 a. S. 79) einen stäbchenförmigen Spaltpilz, und zwar am besten einen recht großen, während der Teilung! Nehmen wir an, es handle sich um eine Zelle, die sich soeben geteilt hat, so würden wir zuerst Streckungswachstum beobachten, bis Länge und damit auch Volumen des Stäbchens sich verdoppelt haben. Während dieser Zeit müßten etwa vorhandene Kerne ihre Zahl verdoppelt haben, auch müssen die Forscher, die den Bakterien ein Chromidialsystem zuschreiben, annehmen, daß dies auf die doppelte Größe heranwächst. Ist die Form lateral begeißelt, so würden sich neue Geißeln zwischen die alten einschieben. Wer die pflanzenphysiologische Literatur vom Wachstum der Zelle und der Zellhaut kennt, weiß, daß sich auch noch viele andere Probleme an das Bild, das wir in Gedanken vor uns haben, knüpfen. Es erhebt sich die Frage, wie die Zellwand wächst, ob durch gleichmäßige Einlagerung neuer Zellhautteilchen, d. h. durch sog. Intussuszeption, oder derart, daß vom Protoplasma neue Zellhautlamellen innen an die schon vorhandenen angelagert werden, also durch sog. Apposition, oder durch beide Vorgänge. Es würde sich sodann fragen, wie das Protoplasma dies Längenwachstum bewirkt, ob der Turgor der Zelle dabei steigt, sinkt oder konstant bleibt, und es erheben sich noch viele

andere Fragen mehr, die hier genauer zu präzisieren wir keine Veranlassung haben, da man, ehrlich gesagt, bei Bakterien gar nichts über die Wachstumsmechanik weiß. Hat nun das Stäbchen die doppelte Länge erreicht, so sieht man, daß in der Mitte der Zelle, quer durch den Zellsaft, falls ein solcher vorhanden ist, eine Cytoplasmabrücke sich ausspannt, innerhalb deren die neue Querwand gebildet wird; diese wird also, als ergastisches Gebilde, innerhalb des Protoplasmas abgeschieden und angelegt, wie das auch bei allen höheren Pflanzenzellen der Fall ist, sie grenzt niemals direkt an den Zellsaft an. Vorher kann sich auch die Längswand an dieser Stelle etwas eingeschnürt haben. Diese neue Querwand ist nun nicht in ihrer ganzen Erstreckung auf einmal da, sie wird nicht „simultan" gebildet, wie das bei andern Pflanzen der Fall sein kann, sondern erscheint erst als eine Ringleiste innen an der Längswand, welche breiter und breiter wird, bis die ursprünglich in der Mitte offene Querwand sich schließt. Man redet von „sukzedaner" Entstehung der Wand, wie sie zuerst an den Zellen einer Fadenalge beobachtet worden ist. Nun spaltet sich die Wand in zwei Lamellen, und die Teilung ist beendet. Spaltet sich hierbei die Querwand glatt durch, und bleibt sie eben, und hatte sich die Längswand nicht eingeschnürt, so entstehen Zellen, deren Enden quer abgestutzt sind, wie das beispielsweise beim Milzbrandbazillus der Fall ist. Meistens aber wächst, während die beiden Zellen sich trennen, die neue Querwand jeder Zelle halbkugelförmig hervor, so daß die beiden Tochterzellen kurz vor der Trennung nur noch in einem Punkt zusammenhängen; die Pole derselben sind dann abgerundet.

In der geschilderten Weise verläuft der Teilungsvorgang bei den „echten" stäbchenförmigen Bakterien, so bei den endosporen Stäbchen, die wir ja so häufig schon als Prototypen für die Bakterien im engeren Sinne hingestellt haben. Abweichend beschrieben ist er unter den endosporen Formen eigentlich nur bei *Bac. Bütschlii*, jener hochinteressanten Form, die wir schon mehrfach genannt haben, mit der wir aber erst in diesem Kapitel genauere Bekanntschaft machen werden. Hier tritt in der Mitte der Zelle, sobald dieselbe sich zur Teilung anschickt, ein stark lichtbrechendes Pünktchen auf, das sich mit Farbstoffen intensiv tingieren läßt, und das sich allmählich zu einer Scheibe verbreitert, die sich an die Längswand anlegt und so zur Querwand wird. Doch dürfte wohl die Deutung zutreffen, daß diese „Querwand" eine in der Mitte verdickte Protoplasmabrücke ist, innerhalb deren sich erst die Querwand selbst, — in üblicher Weise sukzedan, ausbildet.[1])

1) Vgl. Schaudinn, F., Arch. f. Protk. 1902, Bd. 1, S. 306. Meyer, A., Bot. Ztg. 1903; 2. Abt. Bd. 61, S. 1. Schaudinn, F., ebenda, S. 97.

Dies alles würde vorwiegend an der lebenden Bakterienzelle zu beobachten sein, doch hat man die genannten Vorgänge vor und bei der Teilung der Zellen, zumal neuerdings, auch an fixierten und gefärbten Präparaten studiert. Bei vielen Stäbchenbakterien, z. B. *Bac. mycoides*, wird angegeben[1]), daß sich die Querwände im fixierten Zustand außerordentlich intensiv färben lassen (Abb. 42). Zuerst sollen zwei seitlich an der Längswand gelegene Körnchen auftreten, diese sich dann zu der erst bikonkaven, dann bikonvexen Querwandanlage vereinigen, die sich endlich in zwei Lamellen spaltet. Daß jene beiden Körnchen auch schon mit Zellkernen verwechselt worden sind, haben wir früher (S. 119) gehört; hier muß aber noch darauf hingewiesen werden, daß es zweifelhaft ist, ob jene zwei Körnchen das optische Bild der Ringleiste sind, als welche nach Beobachtung im lebenden Zustand die junge Querwand sich zuerst zeigt, wie denn überhaupt ein eingehender Versuch, die eben beschriebenen Teilungsbilder gefärbter und fixierter Zellen mit solchen lebender Zellen ganz in Einklang zu bringen, noch fehlt. Daß die junge Querwand sich leicht färben läßt, überrascht insofern nicht, als das auch für jugendliche Querwände anderer Zellen, z. B. in Algenfäden gilt.

Abb. 42.
Bac. radicosus.
Nach Fixierung mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Querwandbildung.
Vergr. ca. 2000.
Nach Guilliermond.

Abb. 43.
Myxococcus ruber.
Teilungsstadien, fixiert mit Flemmingscher Lösung, gefärbt mit Methylenblau.
(Vergr. ca. 2500.)
Nach Vahle.

Ganz anders soll nun der Teilungsvorgang verlaufen bei den stäbchenförmigen Zellen der Schleimbakterien (Abb. 43). Hier zeigt sich die Längswand schon geraume Zeit vor der Trennung beider Tochterzellen in der Mitte eingeschnürt, und diese Einschnürung, die, wie wir sahen, ja auch bei echten Stäbchenbakterien auftreten kann, wird nun bei Myxobakterien stärker und stärker, und endlich trennen sich beide Tochterzellen, ohne daß sich eine Querwand gebildet hätte; sie werden vielmehr einfach auseinandergeschnürt, die beiden neugebildeten Zellpole sind scharf zugespitzt; die Zellteilung ähnelt dem Auseinandergezogenwerden einer zähen Masse in zwei Teile. Im Inneren der Zelle tritt vor der Teilung an der Stelle, wo die Auseinanderschnürung stattfindet, ein

1) Guilliermond, A., Arch. f. Prot.kunde, 1908, Bd. 12, S. 9.

lichtbrechendes Körnchen unbekannter Natur auf. Auch bei *Bac. sporonema* soll es nicht zur Bildung einer Querwand kommen, die Mutterzelle vielmehr in der Mitte durchgeschnürt werden. So verschieden nun in den eben geschilderten Fällen die Zellteilung solcher Stäbchenformen auch verlaufen mag, sie haben doch das gemeinsam, daß die Querwandsanlage die Mutterzelle in zwei von Anfang an gleiche Hälften teilt, wenigstens ist das die Regel.[1]) Das ist aber anders bei *Bac. maximus buccalis*[2]), einer Form, die im Zahnschleim des Menschen, zumal morgens kräftig wachsend vorkommt und ein beliebtes Demonstrationsobjekt geworden, auch mit Rücksicht auf die Zellkernfrage untersucht worden ist. Es sei hier kurz darauf hingewiesen, daß hier die Querwand, die zuerst ebenfalls einen Ring darstellt, nicht immer in der Mitte der Mutterzelle, sondern oft dem einen Ende derselben genähert, sichtbar wird; ist sie fertig ausgebildet, so spannt sie sich aber quer durch die Mitte der Mutterzelle aus, und dieser Befund läßt nur die eine Deutung zu, daß die Mutterzelle nicht in allen Teilen ihrer Längswand gleichmäßig, sondern terminal wächst; so haben wir also hier eigenartigerweise keine Spaltung der Mutter- in zwei Tochterzellen, sondern wir können uns den Vorgang derart vorstellen, daß aus dem einen Pol der Mutterzelle die Tochterzelle herauswächst, herausproßt, anfänglich zwar kürzer aber gleich dick wie die Mutterzelle. Wir erwähnen diesen Fall, der übrigens noch genauer untersucht werden muß, in erster Linie deshalb, weil die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen ist, daß gleiches auch bei anderen Bakterien vorkommt. Dies um so mehr, als man diesen eigenartigen terminalen Wachstumsmodus der Mutterzellwand nur deshalb erkennen kann, weil die Querwand schon angelegt wird, ehe das Längenwachstum beendigt ist. Natürlich erhebt sich auch die Frage, ob man nicht besser tut, den *„Bacillus" maximus buccalis* aus dem Bakterienreich hinauszuweisen.

Gehen wir über zur Betrachtung der Zellteilung der Spirillen! Wenn die Zelle die nötige Länge erreicht hat, so beobachtet man, wie sich zunächst die mittlere Partie derselben von Reservestoffen entblößt, — gleiches würde man übrigens auch bei Stäbchen zweifelsohne beobachten können, wenn auch Angaben darüber fehlen; die großen Spirillenzellen lassen das wohl besser erkennen. Dann wird eine Einschnürung der Längswand kenntlich. Ob aber nun bei Spirillen sich eine zunächst dünne Querwand mitten durch die Zelle von Längs- zu Längswand ausspannt und sich dann verdickt und unter Abrundung spaltet, oder

1) Ausnahmen bei Meyer, A., Flora 1897, Bd. 84, S. 185.
2) Swellengrebel, N. H., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 617.

ob die Anlage einer solchen unterbleibt und die beiden Tochterzellen sich einfach auseinanderschnüren, ist insofern nicht ganz sicher, als die Angaben darüber verschieden lauten. Die einen Forscher[1]) wollen eine Querwand gesehen haben, die andern meinen, daß sich die Hälften auseinanderschnüren, wobei die Enden der Längswände sich zur Kuppe zusammenschließen würden. Wie dem auch sei, bald nachdem die Zellteilung perfekt geworden ist, sproßt das jugendliche Geißelbüschel an den neugebildeten Enden der beiden Tochterzellen hervor, so daß die Tochterzellen sehr bald wieder an beiden Polen Geißeln tragen. Sehr anschaulich wird geschildert[2]), wie nach Vollendung der Teilung die Lostrennung beider Tochterzellen bei *Spirillum volutans* erfolgt: Man beobachtet ein Hin- und Herzerren infolge des gegenläufigen Arbeitens der zwei Geißelbüschel, gegenseitiges Verdrehen um die Längsachse findet statt, endlich klappen die Tochterzellen zusammen, legen sich für einen Moment nahe aneinander, und dann eilen sie nach entgegengesetzten Richtungen davon (Abb. 44).

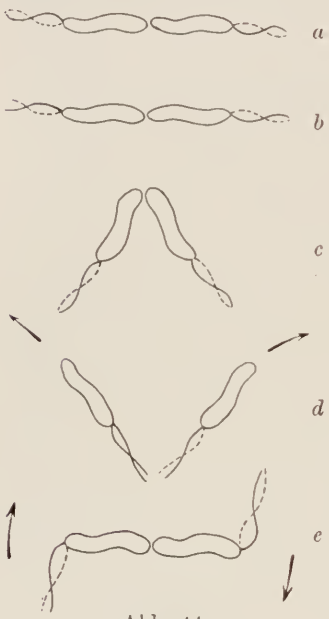


Abb. 44.
Teilung der Spirillen.
a, *b* Verdrehung der Tochterzellen um ihre Längsachse. *c* Zusammenklappen, *d* Lostrennung der Tochterzellen. Manchmal kommt vor der Lostrennung ein kreisförmiges Sichherumdrehen der Toohterzellen vor. (*e*)
Naeh Reichert.

Bei Vibrionen sind ähnliche Teilungsvorgänge wie bei Spirillen beobachtet worden; daß die neue Geißel sich hier nicht alsbald, sondern erst kurz vor der nächsten Zellteilung bildet, die Zellen hier also die längste Zeit ihres Lebens nur einpolig begeißelt sind, haben wir schon gehört.

Die Zellteilung der Kugelbakterien verläuft typisch derart, daß die Zelle durch eine Querwand in zwei Hälften zerfällt, ohne sich vorher zu strecken. Die Zelle wird also durch die Teilung in zwei Halbkugeln zerlegt, die sich dann wieder abrunden und Vollkugelgestalt annehmen. Die erforderliche Volumverdopplung scheint, nach Angaben in der Literatur zu schließen, bald vor, bald nach

1) Migula, W., in Lafars Hdb., Bd. I.
2) Ellis, D., B. C. I, Or., 1903, Bd. 33, S. 1. Swellengrebel, N. H., Ann. de l'inst. Pasteur, 1907, Bd. 21, S. 577.

der Teilung zu erfolgen. Auch die Zellen der „Kettenkokken" sollen sich normalerweise vor der Zellteilung nicht strecken.[1]) Bei *Streptococcus tyrogenes* soll aber vor der Querwandbildung die Zelle ovale Form annehmen.[2]) Falls kugelförmige Spaltpilzzellen sich erst in der Längsrichtung zu einem kurzen Stäbchen strecken, ehe sie durch Querteilung wieder in zwei annähernd kugelige Tochterzellen zerfallen, so pflegt man sie nicht zu den eigentlichen Kugelbakterien, sondern zu den stäbchenförmigen zu rechnen und sie als Kurzstäbchen zusammenzufassen. (Weiteres unter Systematik, Kap. VII.)

Sehen wir zunächst von den nachher zu behandelnden echten, mit Scheide ausgestatteten Fadenbakterien ab, so wissen wir, daß auch sonst nicht selten die Zellen nach der Teilung sich nicht trennen, sondern zu Verbänden vereint bleiben können. Stäbchen und Schrauben zu Fäden, Kugelbakterien zu Ketten, Platten, Paketen. Häufig bleiben bei Kugelbakterien die beiden Tochterzellen recht lange miteinander in Verbindung und bieten, falls die Wand zwischen beiden etwas bikonvex ist, das Bild zweier bohnenförmiger Zellen, die ihre konkave Seite einander zukehren. Man spricht wohl auch von „Semmelform". Stäbchen sind oft nicht starr miteinander verbunden, sondern etwa so, als ob sie mit einem „Charnier" aneinandergeheftet wären. Beobachtet man mehrere auf solche Weise miteinander verbundene Zellen eines beweglichen Stäbchenbakteriums, so kann man bei flüchtigem Hinsehen den Eindruck gewinnen, als ob lange, flexile Zellen vorhanden wären, die sich durch das Gesichtsfeld des Mikroskope bewegten. Gleichwohl ist jede einzelne Zelle starr, wie exakte Beobachtung zeigt.

Beim Anblick solcher beweglicher Fäden oder anderer Zellkolonien erhebt sich nun die Frage, wie die durch tote Zellwände getrennten Protoplasmakörper nun einheitlich miteinander arbeiten können. Nötig ist das offenbar, denn wenn jede Zelle ihren Weg für sich zurücklegen wollte, so wäre eine geordnete Bewegung, wie man sie tatsächlich beobachtet, nicht möglich. Das prinzipiell gleiche Problem, wie es erreicht wird, daß die vielen Geißeln eines Stäbchens koordiniert miteinander sich drehen, haben wir ja oben schon gestellt, ohne es aber ausreichend beantworten zu können (S. 144). Bei Kolonien wäre es nun möglich, daß die äußeren Bedingungen, Verteilung der Nährstoffe usw. gleichsinnig auf alle Zellen wirken; es wäre auch möglich, daß eine besonders kräftige Zelle alle anderen mit sich reißt, und auf solche Weise die Kolonie sich als einheitliches Ganze vorwärts bewegt. Wahrscheinlicher ist aber, daß immer in solchen Fällen ebenso wie bei höheren

1) Migula, W., a. a. O. 2) Ellis, D., a. a. O.

Pflanzen die Protoplasmakörper durch die Zellhaut nicht vollständig voneinander getrennt sind, sondern mittels äußerst feiner Protoplasmastränge miteinander in Verbindung bleiben, die durch sehr enge Löcher hindurch die Zellwände durchsetzen. Solche Stränge, „Plasmodesmen", würden die geordnete Bewegung, und übrigens auch bei unbeweglichen Kolonien sonstige einheitliche Lebenstätigkeit verständlich machen, — unter Kolonien sind natürlich hier stets nicht die künstlichen Kolonien auf Agar oder Gelatine, sondern Zellverbände zu verstehen, die auch in natura, ohne durch äußerlichen Zwang zusammengehalten zu werden, in die Erscheinung treten, vgl. auch S. 153.

Solche Plasmodesmen sind nun, wie das bei der geringen Größe der Zellen nicht wundern kann, nur in wenigen Fällen mit ziemlicher Sicherheit festgestellt worden, z. B. zwischen den Zellen des Fadenbakteriums *Cladothrix dichotoma*, und es ist zu sagen, daß gerade bei diesen hochentwickelten Spaltpilzarten, die schon durch den Besitz einer die Zellen zusammenhaltenden Scheide als eine Einheit sich darstellen, auch eine innerliche Einheit, eine Kontinuität der Protoplasmaleiber, am bestimmtesten zu erwarten ist. Übrigens hat man auch gefunden, daß Zellen des *Bac. asterosporus*, die zu Ketten verbunden, schwärmen, mittels Plasmodesmen, welche den die Zellen verbindenden Gallertpfropf durchsetzen, verbunden sind.[1])

Was wissen wir sonst über Zellteilung und Wachstum von umscheideten Fadenbakterien? Was die Zellteilung anlangt, so dürfte sie ebenso verlaufen, wie wir das für andere stäbchenförmige Spaltpilze geschildert haben; genauere Angaben darüber sind aber nicht vorhanden. Sodann haben wir schon gehört, daß innerhalb der Fäden die Zellteilung nicht etwa bloß an der Spitze stattfindet, sondern daß alle Zellen des Fadens teilungsfähig sind; ob sich freilich im Fadenverband diese Fähigkeit an allen Stellen der Fäden gleichmäßig manifestiert oder doch in der Nähe der freien Enden kräftiger ist, darüber ist wenig Sicheres bekannt. Bei *Thiothrix* scheint es, daß die basalen Teile der Zellfäden sich endlich am Wachstum nicht mehr beteiligen, daß also Spitzenwachstum erfolgt. Jedenfalls läßt sich zeigen, daß die Stoffwechselerscheinungen, die für diese Art charakteristisch sind (Kap. XVI), in den Spitzenzellen längerer Fäden viel lebhafter vor sich gehen als in den Basalzellen.[2])

Ganz ungenügend sind auch die Erfahrungen über das Wachstum und die Neubildung der Scheiden. Wie hält die Scheide mit dem Wachs-

1) Meyer, A., Flora, 1897, Bd. 89, S. 185.
2) Winogradsky, S., Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Bakt., 1888, S. 34.

tum des in ihr steckenden Fadens Schritt? Wächst sie bei einigen Arten an den Stellen, an denen sich in ihrem Inneren die Zellen teilen, oder schieben sich bei allen die Zellen infolge ihres Wachstums an der Spitze aus ihr heraus, um sich dort neu zu umscheiden, verlängert sich also die Scheide stets durch Spitzenwachstum, wie das z. B. für *Leptothrix* u. a. bekannt ist? Das sind Fragen, die der Beantwortung noch harren. Vom Mechanismus des Scheidenwachstums im einzelnen, ob es durch Apposition oder Intussuszeption usw. erfolgt, ganz zu schweigen. Wir kommen auf solche Fragen übrigens später, z. B. bei Behandlung der Eisenbakterien, noch zu sprechen.[1])

Fadenbakterien sind entweder einfache Fäden, oder sie sind verzweigt. Auf letzteres deutet ja schon die Bezeichnung *Cladothrix dichotoma*, der Name des Schulbeispiels für verzweigte Fadenbakterien (Abb. 45b). Hier finden an mehreren distinkten Stellen des zuerst einfachen Fadens besonders lebhafte Zellteilungen statt, ohne daß die Scheide sich im gleichen Maße verlängert. So entstehen an diesen Orten rascher Zellteilung Spannungen, die damit enden, daß die sich lebhaft teilenden Zellen seitlich die Scheiden durchbrechen, herauswachsen und so Seitenästen den Ursprung geben. Man redet hier gewöhnlich von „falscher" Verzweigung im Gegensatz zur echten der höheren Pilze, bei welcher eine Zelle des Fadens selbst eine Ausstülpung treibt und so einen Seitenast bildet. Da aber jener Verzweigung bei Cladothrix „sonstige Falschheit", wie man schon vor langer Zeit gesagt hat, „nicht nachzuweisen ist"[2]), hat man neuerdings[3]) vorgeschlagen, bei Bakterien statt von falscher Verzweigung, von „gleitender" Verzweigung zu reden, (die Verzweigung selbst gleitet ja allerdings nicht, sondern die Zweige) — während man die echte Verzweigung der höheren Pilze als „sprossende" Verzweigung bezeichnet wissen will (Abb. 45a). Bei

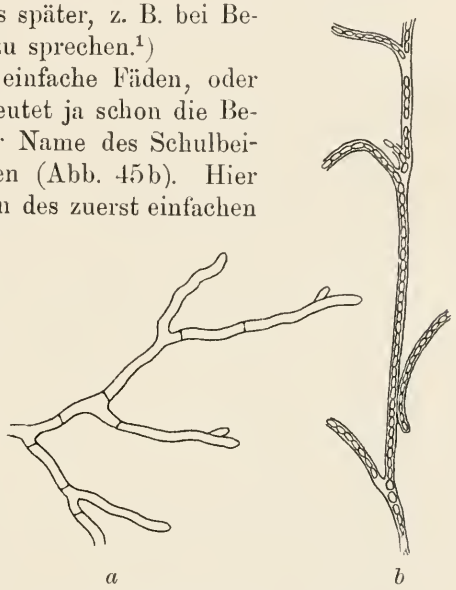


Abb. 45.
a Echte „sprossende" Verzweigung des *Penicillium*-Mycels. *b* Falsche „gleitende" Verzweigung der *Cladothrix*fäden.
a Nach Brefeld aus A. Fischer, Vorlesungen. (Vergr. 120.)
b Nach A. Fischer. (Vergr. 600.)

1) Näheres bei Migula, W., in Lafars Hdb., Bd. I, S. 56.
2) A. de Bary, Vorles. üb. Bakt., 2. Aufl., 1887, S. 62.
3) Miehe, H., Selbsterhitzung des Heu's. Jena 1907.

der gleitenden Verzweigung ist offenbar besonders deutlich zu sehn, daß beim Wachstum mechanische Energie gebildet wird. Denkbar ist, daß bei *Cladothrix* die in die Scheide eingeschlossenen Zellen unter Entspannung der Zellhaut wachsen, so daß der osmotische Druck des Zellsafts sich gegen die Scheide richtet und sie zersprengt. Es würde dann in mechanischer Hinsicht prinzipiell dieselbe Erscheinung vorliegen wie bei der Zersprengung eines Felsens durch die Wurzel einer höheren Pflanze.

Es sei noch erwähnt, daß in anderen Fällen, bei *Cladothrix natans*, die Scheide so weit sein kann, daß sie nicht durch die Zweige durchbrochen wird, sondern mehrere Zellfäden nebeneinander herwachsend innerhalb einer Scheide Platz finden.

Nun noch ein Wort über die ganz eigenartige, noch viel zu wenig bekannte Art *Phragmidiothrix multiseptata*[1]) (Abb. a. S. 203), ein Fadenbakterium, das im Kieler Hafen an den Beinen eines kleinen Flohkrebses, *Gammarus locusta*, gefunden wurde. Die Fäden sind über 100 μ lang, 3 bis 6 μ dick und die einzelnen Zellen sehr kurz, 4 bis 6mal kürzer als breit. Das Auffallende ist nun, daß diese Zellen sich auch der Länge nach teilen. Meist tritt zuerst in der Mitte der Zelle eine Längswand auf, hierauf teilen sich die beiden Tochterzellen abermals längs durch eine der ersten parallele Längswand; nun folgen noch Teilungen nach einer zweiten und dritten Richtung des Raums: so kann eine Zelle in eine sarcinaartige Zellgruppe zerlegt werden. Die Fäden sind nicht verzweigt. Nähere Untersuchung dieser bemerkenswerten Form müßte zeigen, ob diese Zerklüftung der Zellen als Bildung von Fortpflanzungs- und Verbreitungszellen zu deuten ist. — Auf andere Fälle von Längsteilung bei Spaltpilzen kommen wir später (Kap. VIII) noch zurück.

Daß endlich die Fadenbakterien sich auch dadurch ganz wesentlich unterscheiden, daß die einen festgewachsen sind, die anderen aber frei im Wasser flottieren, werden wir später noch genauer hören.

Vergleicht man die Ausführungen über Zellteilung und Wachstum der Bakterien mit den Darstellungen, die über die gleichen Vorgänge bei höheren Pflanzen vorliegen, so wird der Vergleich sicher nicht zu unseren Gunsten ausfallen, daran tragen wir aber nicht allein die Schuld, obgleich wir gern bereit sind, einen Teil derselben auf uns zu nehmen, sondern auch der mangelhafte Stand der Kenntnisse heutigen Tages auf diesem Sondergebiet der Bakteriologie.

Nun noch einige allgemeine Bemerkungen! Man hört nicht selten von „Teilungsgröße“ einer Zelle reden; was ist das? Die Größe, die

1) Engler, A., 4. Ber. d. Commis. z. Unters. d. deutsch. Meere. Kiel 1883.

eine Zelle erreichen muß, um zur Zellteilung zu schreiten, m. a. W., die maximale Größe, die eine Zelle unter bestimmten Bedingungen hat. Wir erwähnen das hier, um zu bemerken, daß diese Teilungsgröße keineswegs für eine Art vollkommen konstant ist, sondern je nach den Bedingungen wechselt. Kugelbakterien, zumal solche, die zu Zellpaketen vereinigt sind, zeigen nicht selten unter ungünstigen Bedingungen, in alternden Kulturen usw., Zellteilung, bevor die Mutterzelle die normale Größe erreicht hat; es kann zu einer förmlichen Fächerung der Mutterzelle unter entsprechender Verkleinerung ihrer Deszendenten kommen. Auch Kugelbakterien, die zu Ketten aneinandergereiht sind, teilen sich nicht selten in ähnlicher Weise durch parallele, zur Längserstreckung der Zellkette senkrecht orientierte Zellwände in eine Anzahl kleiner Tochterzellen, die also die Form von flachen, aus einer Kugel herausgeschnittenen Scheiben haben und sich bei ev. Abrundung zu weit kleineren Zellen abrunden als die Mutterzelle. Unter günstigen Bedingungen können solche verzwergte Formen wieder normale Größe erlangen.

Auch bei Stäbchenbakterien kommt gleiches vor: Die Bildung einer Querwand erfolgt, ehe die Teilungsgröße erreicht ist, und die Zellen werden kürzer. Auch können Querwände angelegt werden und zu ringförmigen Leisten heranwachsen, ehe die älteren Querwände sich ganz geschlossen haben. Die Zellen werden dann „gekammert".

In den Fällen, in welchen das Weiterwachsen, die Längsstreckung der Zellen durch ungünstige Bedingungen vereitelt wird, die Querwände aber, soweit angelegt, sich noch fertig ausbilden, können aus Langstäbchen ganz kurze, fast kugelige Stäbchen werden, und diese unterscheiden sich unter Umständen auch durch größere Widerstandskraft von den langgestreckten. Das findet sich angegeben für *Bact. Zopfii*. Die nachgewiesene größere Widerstandskraft ist hier allerdings vielleicht nur ein Sonderfall des allgemeinen Gesetzes, daß fertig ausgebildete Zellen widerstandsfähiger sind als solche, die noch nicht vollkommen ausgewachsen sind.

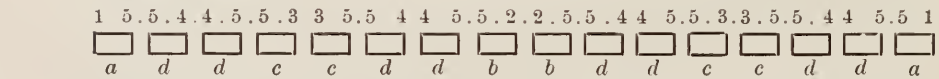
Auch bei Spirillen hat man ein ähnliches Schwanken der Teilungsgröße in Abhängigkeit von den Ernährungsbedingungen feststellen können. *Spirillum volutans*[1]) zeigt in sehr verdünnten Nährlösungen rasches Wachstum der Zelle, aber nur geringe Zellvermehrung: die einzelnen Zellen werden lang, können aus mehreren Schraubenumläufen bestehen. Unter anderen Bedingungen sind die Zellen infolge häufig erfolgender Zellteilung kürzer.

Wir wollen nun noch eine ganz allgemeine Erörterung über den Bau der Bakterienzelle hier anschließen.

1) Fuhrmann, F., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 129.

Die Zweige höherer Gewächse sind polar gebaut, sie lassen einen Wurzel- und einen Sproßpol unterscheiden, und es liegt nicht nur ein gestaltlicher Unterschied zwischen beiden Polen vor, sondern auch ein physiologischer (S. 21). Man kann die Polarität nicht umkehren. Denn pflanzt man einen Weidensteckling umgekehrt mit seiner Spitze in den Boden, so bildet er doch an dem nun nach oben schauenden Wurzelpol Wurzeln, an dem nach unten gerichteten Sproßpol beblätterte Seitenzweige aus. Daß jede einzelne Zelle polar gebaut sein kann und auch deren Polarität dann nicht umgedreht werden kann, ist des weiteren z. B. an gewissen Algen zu zeigen, deren Fäden Spitze und Basis besitzen; denn Zellen, die auf die eine oder andere Weise aus dem Zellverband isoliert sind, bilden Wurzelhärchen stets nur an dem Pol aus, der im Fadenverband nach unten orientiert war.[1])

Ist nun auch die Bakterienzelle polar gebaut, so lautet die Frage, die wir kurz erörtern wollen! Lassen wir die Frage nach der Umkehrbarkeit zuerst ganz außer acht und untersuchen wir, ob man zwei morphologisch verschiedene Pole an der Bakterienzelle unterscheiden kann. Ohne weiteres zu bejahen ist die Frage dann, wenn die Zelle einpolig begeißelt ist, dann ist die Polarität ja ohne weiteres zu sehen; also z. B. an einem *Vibrio*. Aber auch wenn das nicht der Fall ist, z. B. bei einem lateral begeißelten oder geißellosen Stäbchen, sind offenbar die beiden Pole nicht gleichwertig, obwohl das dem Auge bei mikroskopischer Betrachtung nicht ohne weiteres auffällt. Denken wir uns die Nachkommen eines Keimstäbchens in eine Reihe geordnet, und bezeichnen wir die Querwände, die am ältesten sind mit 1, die folgenden mit 2 usw., so leuchtet alsbald ein, daß jede Zelle von ungleich alten Querwänden begrenzt ist, und ferner auch, daß der Altersunterschied zwischen den beiden Querwänden jeder Zelle nicht bei allen Zellen derselbe ist. Da wir solchen Faden eine „reine Linie“ (S. 52) nennen können, ergibt sich also, daß jede Bakterienzelle innerhalb einer reinen Linie polar gebaut ist, und zwar sind die Zellen zum Teil von verschieden stark ausgeprägter Polarität.



In obigem Schema sind Zellen, bei denen der Altersunterschied der Querwände gleich groß ist, mit demselben Buchstaben bezeichnet, zwei mit a, zwei mit b, vier mit c, acht mit d. Es ist wohl denkbar, daß es bei genauer Betrachtung auch möglich sein würde, diesen Altersunter-

1) Miehe, H., Ber. d. bot. Ges. 1905, Bd. 23, S. 257.

schied zwischen den Querwänden der Zellen, z. B. nach geeigneter Färbung, unter dem Mikroskop deutlich hervortreten zu lassen.

Daß auch auf andere Weise eine Polarität der Bakterienzelle zustande kommen könnte, etwa so, wie beim *Bac. maximus buccalis*, sei hier nur nochmals kurz angedeutet (S. 157).

Wozu nun diese Betrachtungen, die manchem müßig erscheinen dürften? Uns scheint es von Wert zu sein, sich auf solche Weise vor Augen zu halten, daß die Nachkommen einer einzigen Zelle, auch wenn sie unter ganz gleichen Bedingungen erwachsen sind, sich doch rücksichtlich ihrer Organisation unterscheiden. Daß also beim Übertragen von Zellen einer Einzellkultur in neue Verhältnisse doch nicht alle Zellen in identischer Weise auf die Veränderung zu reagieren brauchen, weil sie eben selbst nicht gleich untereinander sind. Und wir werden hören, daß die Erfahrung diesen theoretischen Erwägungen recht gibt, wenn wir später die Variabilität (Kap. VIII) der Bakterien ins Auge fassen.

Die Frage nach der Polarität an festgewachsenen Bakterienfäden genauer zu studieren, liegt nahe. Bei *Cladothrix*, die, wie später noch gezeigt werden soll, einzelne Zellen als Schwärmer aus dem Fadenverband austreten läßt, sind diese insofern schon für das Auge polar gebaut, als sie ein dem einen Pol genähertes Geißelbüschel besitzen. Ist es nun der ältere oder jüngere Pol, der dies Büschel ausbildet, setzt sich die Zelle, nachdem sie geschwärmt hat, mit dem älteren oder jüngeren Pol fest oder ist das ganz vom Zufalle abhängig; kann man eine einmal befestigte Zelle lostrennen und mit dem anderen Pol zur Anheftung bringen? Das sind Fragen, die zunächst vielleicht recht kleinlich aussehen mögen, deren konsequente Verfolgung aber doch zu tieferem Einblick in die Organisation der Spaltpilzzelle verhelfen dürfte.

Über die Abhängigkeit der Zellteilung, des Wachstums und der Gestaltung von äußeren Bedingungen soll später noch an geeigneten Stellen das Wichtigste berichtet werden. Daß zumal die Schnelligkeit der Zellteilung von äußeren Bedingungen ganz und gar abhängig ist, braucht nicht erst gesagt zu werden, doch sei hier betont, daß dieselbe auch von „inneren" Ursachen abhängig sein kann, insofern als manche Arten bei den günstigsten Wachstumsbedingungen, die man ihnen verschaffen kann, doch nicht so lebhaft wachsen wie andere. Zu den schnell wachsenden Arten gehört z. B. der Darmbazillus, *Bact. coli*, der alle 20 Minuten eine neue „Generation" bildet. (Näheres S. 248.) *Bac. carotarum* verdoppelt seine Länge bei 30° in 45, bei 40° in 18 und bei 45° in 22 Minuten.[1]) *Beggiatoa*[2])

1) Koch, A., Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 316.

2) Winogradsky, S., Bot. Ztg. 1887, Bd. 45, S. 489. Miehe, H., Zeitschr. f. Hyg. 1908, Bd. 62, S. 131.

andererseits, ferner die säurefesten Bakterien, wie der Tuberkuloseerreger[1]), gehören zu den langsam wachsenden Arten.

* * *

Als letztes, aber nicht etwa unwichtigstes Glied der Bakterienmorphologie wären nun noch die Verbreitungs- und Erhaltungsorgane, die Sporen im weitesten Sinne, zu behandeln, und wir wissen schon, daß von diesen die wichtigsten die der Erhaltung dienenden Sporen sind, die wir genauer als Endosporen bezeichnen, da sie im Inneren der Mutterzelle entstehen.

Solche Endosporen kommen hauptsächlich bei einer Gattung stäbchenförmiger Bakterien vor, in zweiter Linie auch bei einigen Kugelbakterien. Eine genaue Betrachtung des Vorganges der Sporenbildung wird nur dann möglich sein, wenn wir dem Spaltpilze, den wir untersuchen, die für diesen Vorgang günstigen Bedingungen schaffen, und das sind im allgemeinen solche, die für die Zellteilung ungünstig sind: Beide Vorgänge schließen einander aus. Werden die Bakterien gut genährt und sonst unter günstigen Lebensbedingungen gehalten, so vermehren sie sich durch Teilung. Versagt aber die Ernährung, sei es daß Nährstoffe mangeln, sei es daß sich schädliche Stoffwechselprodukte in der Nährlösung ansammeln, so kann man vielfach beobachten, wie die Bakterien zur Sporenbildung übergehen, für den Fall, daß sie überhaupt dazu befähigt sind. Hierüber liegt eine ganz gewaltige Literatur vor, auf die wir hier nicht eingehen wollen. Statt dessen erwähnen wir nur einige Beispiele aus der neuen bakteriologischen Literatur dafür, die sich auf solche Arten beziehen, denen wir sonst schon in unserer Darstellung begegnet sind oder noch begegnen werden.

Da ist zunächst für den *Bacillus Bütschlii*[2]) gefunden worden, daß er bei „Verschlechterung der Lebensbedingungen" Sporen ausbildet, dasselbe gilt nicht minder für einen anderen alten Bekannten, den *Bac. mycoides*.[3]) Wird dieser von Nähragar in destilliertes Wasser übertragen, so produziert er Sporen; diese Sporenbildung schreitet auch nach Rückübertragung in gute Nährlösungen fort, wenn sie durch längeren Aufenthalt in Wasser, d. h. Nahrungsentzug, einmal eingeleitet ist. Derartige Nachwirkungen machen sich ja auch sonst vielfach geltend. Näherer Untersuchung wert ist ein als „Verjüngung" bezeichneter, der Sporenbildung vorausgehender und am *Bac. luteus* beobachteter Vorgang.[4])

1) Miehe, H., Zeitschr. f. Hyg. 1908, Bd. 62, S. 131.
2) Schaudinn, F., Arch. f. Prot.kunde 1902, Bd. 1, S. 306.
3) Holzmüller, K., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 304.
4) Garbowski, C., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 641.

Dieser Spaltpilz bildet auf sauer gewordenen Nährböden, auch wenn sie erschöpft sind, keine Sporen; überträgt man ihn nun in Wasser, so stirbt ein Teil der durch die Säure des Nährbodens geschädigten Zellen ab, ein anderer aber „verjüngt" sich, d. h. die Vakuolen im Zellinnern schwinden, der Inhalt wird gleichmäßiger, es findet Streckung und Teilung der Zellen statt, und erst nach diesem Verjüngungsvorgang setzt die Sporenbildung ein.

Besonders wichtig, damit Sporenbildung eintrete, ist die richtige Regulierung der Luftzufuhr. Formen, die überhaupt nur bei Luftzutritt leben, bedürfen zur Sporenbildung begreiflicherweise auch des Sauerstoffs, und zwar in manchen Fällen in höherem Maße als zur vegetativen Zellteilung. Auch für solche Spaltpilze, die mit wie ohne Sauerstoff leben können, gilt, daß die Sporenbildung an

Abb. 46.
In Sporenbildung begriffene Zelle des *Bac. amylobacter*, Kernfärbung. Lebenfärbung mit Methylenblau.
Die Bilder zeigen das allmähliche Fortschreiten der Färbung.
(Vergr. 2450.)
Nach Bredemann.

Abb. 47.
Bac. alvei mit Sporen, fix. u. mit Methylenblau gefärbt. Außerhalb der Sporen einige Volutinkörnchen, die endlich verschwinden.
Vergr. ca. 2000.
Nach Guilliermond.

Luftzutritt geknüpft ist. Das ist z. B. schon lange bekannt für den *Bac. anthracis*, den Milzbranderreger. Nicht minder interessant ist in dieser Hinsicht das Verhalten der luftscheuen Spaltpilze. Sie bilden bei reichlichem Zutritt von Sauerstoff, der ihnen das Wachstum durch Zellteilung unmöglich macht, Sporen aus; übrigens werden diese luftscheuen Arten auch im sauerstoffreien Raum durch Nahrungsentzug zur Sporenbildung angeregt.[1])

Wenn sich nun die Zellen einer Kultur zur Sporenbildung anschicken, so kann man nicht selten auch schon äußerlich verschiedene Veränderungen ihrer Gestalt oder Lebensweise beobachten. Häufig, aber keineswegs immer, stellen bewegliche Arten vor dem Beginn der Sporenbildung ihre Bewegung ein, reihen sich zu losen Fäden aneinander, bilden Häute. Manchmal zerbrechen umgekehrt auch Fäden in ihre ein-

1) Vgl. z. B. Pringsheim, H., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 316.

zelnen Zellen. Nicht selten sieht man, daß die Mutterzelle vor der Sporenbildung ihre Form erheblich verändert. Stäbchen können sich spindelförmig aufblähen (Abb. 46); man nennt solche Formen Klostridien. Oder aber die Mutterzelle bildet an einem Pol eine längliche oder kugelrunde Anschwellung, in der die Spore dann liegt (Abb. 47); man redet hier sehr anschaulich von Trommelschlegelform, nennt dementsprechend solche Formen Plektridien; Klostridien und Plektridien sind beweglich; handelt es sich um unbewegliche Formen, so wendet man entsprechend die Ausdrücke *Paracloster* und *Paraplectrum* an.[1]) Nimmt die stäbchenförmige Zelle die Form einer Halbspindel an, so hat man sie als *Semiclostridium* bezeichnet.[2])

Es ist häufig von den jeweiligen Bedingungen abhängig, ob eine Sporenmutterzelle ihre Gestalt verändert oder nicht, und welche Form sie annimmt. Bei Semiklostridien soll z. B., wenn sehr reichlicher Luftzutritt während der Sporenbildung stattfindet, die Anschwellung unterbleiben. Sind diese Formänderungen somit offenbar nicht so konstant, daß man sie, wie man das früher hoffte, zur sicheren Unterscheidung von Arten verwenden kann, so sind sie doch recht brauchbare Habitusbezeichnungen, die man häufig auch in wichtigen Fällen als Artbezeichnungen gewählt hat; eine sehr interessante, den freien Stickstoff bindende Art bezeichnete ihr Entdecker beispielsweise als *Clostridium Pasteurianum*; wir wollen später die Frage diskutieren, ob es sich dabei nur um eine besondere Form des uns schon bekannten *Bac. amylobacter* handelt.

Sehen wir uns nun die Vorgänge und Veränderungen im Inneren der Sporenmutterzelle bei einem Stäbchenbakterium an. Vorerst erinnern wir daran, daß wir schon früher bei Besprechung der Zellkernfrage einiges darüber gesagt und die Anschauungen der Forscher kennen gelernt haben, die ein Chromidialsystem in der Spaltpilzzelle annehmen. Nach diesen soll das ursprünglich ziemlich homogen aussehende Protoplasma kurz vor der Sporenbildung Wabenstruktur annehmen und die Chromatinbrocken sich in den Ecken der Waben ansammeln (*Bac. mycoides* u. v. a.), im übrigen verweisen wir auf die obigen Ausführungen zurück.

Nun kann man häufig beobachten, wie die Reservestoffe, die bis dahin einigermaßen gleichmäßig im Protoplasma verteilt lagen, sich an einem Ende der Zelle sammeln. Sehr deutlich tritt das beim eben genannten *Bac. amylobacter* nach Behandlung mit Jodlösung hervor. Das Iogen nimmt die eine Hälfte der Zelle ein, diese bläut sich; das andere

1) Alfr. Fischer. 2) Alb. Maaßen.

Ende bleibt frei davon. So kann man nun zwei Pole unterscheiden, einen vegetativen, der Ernährung dienenden und einen fruktifikativen, von Reservestoffen entblößten; der letztere ist derjenige, in welchem die Spore sich bilden wird.

In den meisten Fällen bildet sich nämlich die Spore nicht in der Mitte der Zelle, sondern dem einen Ende genähert. Ob der ältere oder der jüngere Pol der Zelle es ist, der die Spore beherbergt, oder ob keine Gesetzmäßigkeiten in dieser Beziehung obwalten, dürfte noch unbekannt sein. Jedenfalls bilden Bakterien in der großen Mehrzahl der Fälle nur eine Spore in der Zelle aus. Bei *Bac. inflatus* (Abb. 48) und *ventriculus*[1]) kommen häufig, bei *Bac. amylobacter* in seltenen Fällen zweisporige Zellen vor; Angaben, die das bezweifeln, sind unzutreffend. Über *Bac. Bütschlii, spirogyra* und *lunula* vgl. später.

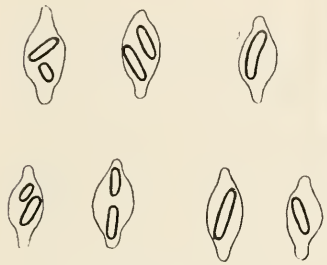


Abb. 48.

Bac. inflatus.

Zellen von Clostridiumform mit 1—2 ungleich großen, lang zylindrischen Endosporen.

(Vergr. 2100.)

Nach A. Koch aus Lafars Hdb. I.

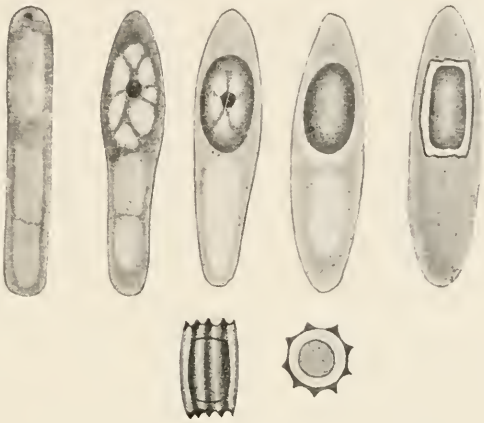


Abb. 49.

Sporenentwicklung bei *Bac asterosporus.*

Unten freie Spore in Längsansicht und optischem Querschnitt der Spore. Bei letzterer Exine dunkel, Intine hell, die Kreisfläche innerhalb der Intine ist das Stäbchen.

(Stark vergrößert.)

Nach Arthur Meyer, Prakt. d. bot. Bakterienkunde.

Als allgemeine Regel kann gelten, daß Zellen, die, wie das die Norm ist, eine Spore bilden, halbe Teilungsgröße (S. 162) besitzen („einlang" sind), daß die Zellen, wenn sie zwei Sporen ausbilden, Teilungsgröße haben („zweilang" sind), so z. B. *Bac. Bütschlii*; seltener kommt es vor, daß in zweilangen Stäbchen sich eine Spore ausbildet; dann ist die andere Spore verkümmert.[2]) Endlich ist auch der Fall beobachtet, daß

1) Koch, A., Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 277.
2) Meyer, A., Bot. Ztg. 1903, 2. Abt., Bd. 61, S. 1.

Zellen, die eine Spore bilden, weniger als halbe Teilungsgröße des vegetativen Zustands haben.[1])

Es wird nun (Abb. 49) zuerst sichtbar die „Sporenanlage“: Man sieht nämlich, wie sich am fruktifikativen Pol der Zelle mehr oder minder deutlich eine Portion Cytoplasma absondert, die im Inneren eine oder mehrere Vakuolen beherbergt. Diese Vakuolen dürften reichlich Stoffe gespeichert enthalten, die, aus den Reservestoffen hervorgegangen, später für den Aufbau der Spore Verwendung finden. Jedenfalls zeigen diese Vakuolen das Vermögen, Farbstoffe gierig zu speichern. Auch hat man in gewissen Fällen gefunden, daß Fettröpfchen aus dem Cytoplasma in die Sporenanlage hineintransportiert werden.

Abb. 50.
Bac. amylobacter.
Kernfärbung.
a Mit Wasser abgekocht, mit Hämatoxylin gefärbt.
(Vergr. 2500.)
b Mit Flemmings Lösung fixiert, mit Hämatoxylin gefärbt. Größe des Zellkerns (d. h. des kleinen schwarzen Punktes) sehr genau gezeichnet.
(Vergr. 2500.)
Nach Arthur Meyer.

In der Mitte dieser Anlage kann man nun vielfach ein Körnchen beobachten, das an Cytoplasmasträngen aufgehängt ist. Es wird sowohl nach Lebendfärbung mit Methylenblau (Abb. 46), wie auch an der fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Zelle sichtbar, z. B. beim *Bac. amylobacter* (Abb. 50), und wird von den Bakteriologen, die für die Existenz eines oder mehrerer Kerne eintreten, für einen solchen gehalten. Die anderen Forscher, welche ein Chromidialsystem annehmen, geben an, daß das Chromatin, mindestens zum Teil, in die Sporenanlage aufgenommen werde. Die Sporenanlage wird nun zur sog. „Vorspore“; sie grenzt sich schärfer gegen ihre Umgebung ab, indem ein schmaler, heller Hof um sie sichtbar wird. Dieser schmale Saum bietet dem Stoffdurchtritt ein gewisses Hindernis, was daraus ersichtlich wird, daß Farbstoffe nun nicht mehr ins Innere der Anlage eindringen, somit auch der Kern in der Vorspore nicht mehr färberisch darstellbar ist. Genannter Saum stellt die Anlage der Sporenhaut vor. Diese Haut wird nunmehr fertig gebildet, und endlich liegt die Spore als rundliches oder längliches, stark lichtbrechendes Gebilde im Inneren der Mutterzelle, entweder nach wie vor dem einen Ende genähert oder auch in der Mitte, falls die Spore während ihrer Ausbildung dahin befördert wurde.

Die Reservestoffe, die man vorher im Cytoplasma sah, sind ganz oder doch zum großen Teil verschwunden und für die Spore verbraucht

1) Z. B. Dobell, C., Ref. in B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 278.

worden, bei *Bac. amylobacter* kann man das von dem Iogen, beim *Bac. alvei* (Abb. 47) für das Volutin sehr deutlich feststellen.[1]) Ganz besonders beachtenswert ist es, daß niemals alles Cytoplasma der Mutterzelle für die Spore verbraucht wird und in diese eingeht; ein Teil bleibt vielmehr stets in der Mutterzelle erhalten, um mit ihr zugrunde zu gehn.

Ist nun die Spore reif, so stirbt die Mutterzelle bei vielen Arten bald ab. Entweder verschwindet ihre Haut und ihr Inhalt bald vollständig, und die Spore wird „frei", oder aber die Haut bleibt noch längere Zeit als Außenhülle um die Spore erhalten, so z. B. bei *Sarcina ureae*. Diese Haut kann auch einseitig aufklaffen, so eine Art von Kapuze bildend, *Bac. amylobacter*. Wir werden auf die Bildung solcher Sporenhüllen noch vielfach zurückkommen. Den eigenartigsten Fall bildet *Bac. sporonema*, in dem hier die um die Spore erhalten bleibende Mutterzellhaut beiderseits zu zwei langen Stacheln auswächst, vermittels welcher die Sporen dieses in der Brandungszone des Adriatischen Meeres lebenden Spaltpilzes sich miteinander verfilzen und leichter an den Tangen haften bleiben (Abb. 52, S. 175).

In anderen Fällen bleibt die Mutterzelle nach Ausreifung der Sporen noch eine Zeitlang lebendig, und bei beweglichen Formen wird die Spore von jener mit herumgeschleppt.

Vielleicht ist das eine ganz nützliche Einrichtung; man beobachtet sie bei luftscheuen Bakterien und hat daran gedacht, daß die Spore auf diese Weise, wenn sie infolge ungünstiger Lebensbedingungen, bei zu reichlichem Luftzutritt, gebildet worden ist, sofort an solche Stellen der Sümpfe usw. transportiert werden kann, wo sie günstige Keimungs- und Wachstumsbedingungen findet. Wer solchen biologischen Deutungen skeptisch gegenübersteht, wird allerdings sagen, daß dann eigentlich die ganze Sporenbildung überflüssig gewesen sei. Denn die, jedenfalls diskutable Anschauung, daß zur Sporenbildung befähigte Bakterien, um sich dauernd weiter entwickeln zu können, von Zeit zu Zeit den Prozeß der Sporenbildung durchlaufen müssen, ist nicht bewiesen. — Jedenfalls bietet aber die Tatsache der Beweglichkeit sporentragender Bakterienzellen interessante, die Zellkernfrage betreffende Probleme: Falls den Bakterienzellen überhaupt Zellkerne eigen sind, muß in diesem Fall neben dem in die Spore aufgenommenen noch mindestens einer in der Mutterzelle vorhanden sein, sonst könnte sie ihren Lebensfunktionen nicht mehr für längere Zeit gerecht werden, wenn man von anderen Wesen auf Bakterien schließen darf. Also muß entweder von vornherein die Zelle solcher Formen, bei denen die Mutterzelle die reife Spore noch

1) Grimme, B. C. I, Or., 1902, Bd. 22, S. 171.
2) Guilliermond, A., Arch. f. Prot.kunde, 1908, Bd. 12, S. 9.

umherschleppt, mehrkernig sein, oder aber es muß kurz vor der Sporenbildung noch eine Kernteilung stattfinden.

Was die Größe der ausgereiften Sporen angeht, so ist sie natürlich von der Größe der Mutterzelle abhängig und im Maximum höchstens etwa halb so lang als diese. Oft ist an ihnen, abgesehen von der äußeren Gestalt, kaum etwas wahrzunehmen, meistens sehen sie etwa aus wie stark lichtbrechende Tropfen, Öltropfen, und solche sind tatsächlich auch von kritiklosen Forschern gelegentlich für Sporen gehalten werden. Ein Unterschied liegt darin, daß Öltropfen gegen Eau de Javelle widerstandsfähiger sind als die Sporen.[1]) Von ihrem Inhalte ist überhaupt nie etwas zu sehen, wohl aber kann man in günstigen Fällen beobachten, daß die Sporenhaut, ebenso wie bei den Sporen höherer Pflanzen, aus zwei Häuten besteht: der äußeren Sporenhaut oder Exine und der inneren oder Intine. Durch starkes Erhitzen der Spore in Kalilauge ist das manchmal deutlich zu machen. In wieder anderen Fällen hat man den Eindruck, als ob eine schmale Gallerthülle der Sporenhaut aufgelagert sei. Innerhalb der Exine und Intine muß man dann noch die Existenz einer dritten Haut annehmen, innerhalb deren erst das zwar ruhende aber lebende Protoplasma liegt und welche beim späteren Auskeimen der Spore die Zellhaut des Keimstäbchens abgibt, während Exine und Intine abgeworfen werden. Während in den meisten Fällen die äußere Abgrenzung der Sporen vollkommen glatt ist, macht die Sporenhaut des *Bac. asterosporus*[2]) eine eigenartige Ausnahme: Die Exine ist hier mit sechs hervortretenden Längsleisten versehen, so daß die längliche Spore, von einem Pol aus betrachtet, sternförmigen Querschnitt darbietet. Daher der Name (vgl. Abb. 49, S. 169). Auch die Haut der Spore von *Sarcina ureae*[3]) besitzt eine, wie es scheint, ähnlich gebaute Exine.

Über die Chemie der Sporenhäute ist eigentlich gar nichts bekannt. Gegen Eau de Javelle sind sie bei *Bac. tumescens, Sarc. ureae* und andern Formen widerstandsfähiger als die Haut der Mutterzelle (vgl. oben S. 100).

Daß die Sporenhäute für gelöste Stoffe sehr schwer durchgängig sind, kann man sich auch dadurch vor Augen führen, daß man versucht, die Sporen nach derselben Methode, wie das oben für die Bakterienzelle geschildert wurde, „durchzufärben“ (vgl. S. 111). Sie werden dabei im allgemeinen farblos bleiben; gefärbte, sporenführende Zellen zeigen die Sporen als hellen Fleck. Nur wenn man sehr intensiv mit heißen Farbstoffen färbt, nimmt die Spore den Farbstoff auf und gibt

1) Meyer, A., B. C. I, Bd. 29, S. 809, 1901.
2) Meyer, A., Flora, 1897, Bd. 84, S. 185.
3) Ellis, C., B. C. I, Or., 1903, Bd. 33, S. 1.

ihn dann nur schwer wieder ab, bleibt z. B. bei Behandlung mit schwachen Säuren gefärbt, ist also säurefest. Man kann infolgedessen, wenn man die Zellen mit den Sporen durchgefärbt hat, z. B. mit Karbolfuchsin, und dann die Zelle selbst durch Säuren entfärbt hat, diese mit einem anderen Farbstoff, etwa Methylenblau, nachfärben. So erhält man ganz übersichtliche Doppelfärbungen, indem die Sporen als leuchtend rote Kugeln in den blauen Stäbchen liegen (vgl. auch die Ausführungen über Säurefestigkeit auf S. 112).

Der Prozeß der Sporenbildung dürfte bei den allermeisten endosporen Bakterien ebenso oder doch ähnlich verlaufen, wie wir ihn eben geschildert haben.

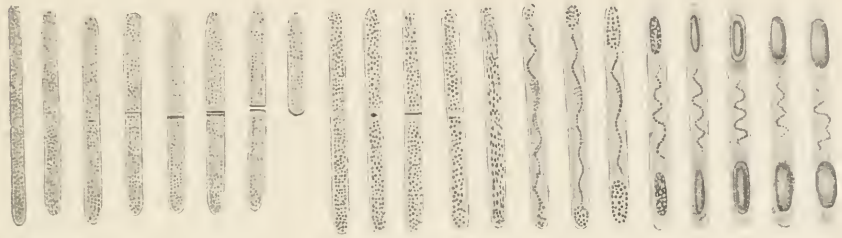


Abb. 51.
Zellteilung und Sporenbildung bei *Bac. Bütschlii*.
Fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Erklärung im Text.
(Vergr. ca. 500.) — Nach Schaudinn.

Wir müssen uns jetzt aber noch der gesonderten Betrachtung der Sporenbildung bei *Bac. Bütschlii* zuwenden.[1]) Dieser große, 4—6 μ dicke Spaltpilz lebt im Darm der Küchenschabe und zeigt sowohl im lebenden als auch im fixierten Zustand ein alveoläres Protoplasma mit Körnchen in den Knotenpunkten der Waben, die sich mit „Kernfarbstoffen" stark färben, sich aber insofern etwas unterschiedlich verhalten, als sie z. T. metachromatisch (S. 130) sind. Die Zellteilung (Abb. 51, links) ist oben schon geschildert worden (S. 155), betrachten wir nun die Sporenbildung (Abb. 51, rechts)! Auch diese wird eigenartigerweise durch Zellteilung eingeleitet, doch trennen sich die beiden Tochterzellen nicht, vielmehr löst sich die eben entstandene Querwand wieder auf, so daß auch die Protoplasmakörper beider Tochterzellen wieder zu einem verschmelzen. Nun vermehren sich die Körnchen, wandern in der Zelle hin und her, nehmen die „Konfiguration eines geschlängelten Bandes" an, das sich von Pol zu Pol zieht, und endlich bildet ein Teil derselben zwei pol-

1) Schaudinn, F., Arch. f. Prot. Kunde 1902, Bd. 1, S. 306; dazu: Meyer, A., Bot. Ztg., 2. Abt., 1903, Bd. 61, Sp. 1.

ständige Ansammlungen, Sporenanlagen, die auf Kosten des Spiralbandes wachsen, das bis auf eine einfache Körnerreihe aufgebraucht wird. Die Sporenanlagen kontrahieren sich, umgeben sich mit je zwei Häuten, deren äußere einen Keimporus führt, und werden so zu zwei polständigen Sporen.

Schon früher war übrigens an zwei im Kaulquappendarm aufgefundenen, sog. „grünen Bazillen", die Sporenanlage in einer Weise beschrieben worden, die an die Vorgänge bei *Bac. Bütschlii* deutlich anklingt.[1])

Von dem Entdecker des *Bac. Bütschlii* ist auch der schon mehrfach genannte *Bac. sporonema* zuerst beschrieben worden. Auch hier (Abb. 52) schreitet die Zelle vor der Sporenbildung zur Teilung, doch wird sie nicht vollzogen, vielmehr macht sich nur ein Anlauf dazu bemerklich, indem sich die Längswände in der Mitte einschnüren; diese Einschnürung verschwindet dann wieder, und es bildet sich dann hier eine Spore in der Mitte der Zelle aus, und zwar ungefähr nach dem Schema, das wir oben für andere endospore Bakterien geschildert haben. Jene bei *Bac. Bütschlii* sichtbare Körnchenansammlung in der Sporenanlage unterbleibt also hier. Die auffällige Umgestaltung der Mutterzellhaut in zwei Stacheln haben wir vorhin beschrieben. Es sei noch darauf hingewiesen, daß auch in den S. 122 schon genannten *B. spirogyra* und *lunula*, die im Darm von Kröten und Fröschen gefunden wurden, gleichfalls vor der Sporenbildung manchmal eine Einschnürung der Längswand, die als Anlauf zur Teilung aufzufassen ist, auftritt, dies aber nur dann, wenn die Zelle zwei Sporen bildet. Normalerweise bildet sich auch bei diesen Arten nur eine Spore in jeder Zelle.[2])

Auf die Deutung, welche der vor der Sporenbildung sichtbaren Teilung und Wiederverschmelzung der Zelle, bzw dem Teilungsbeginn gegeben worden ist, kommen wir nachher noch zu sprechen. Die Vorgänge bei der Sporenbildung selbst im *Bac. Bütschlii* werden von dessen Entdecker folgendermaßen ausgelegt: Jene Körnchenansammlungen in den Sporen sind echte Kerne, die sich erst kurz vor der Sporenbildung herausdifferenzieren. Der Vorgang, von dem manche Forscher (S. 123) annehmen, daß er im Lauf der Stammesgeschichte, Phylogenie der Bakterien, vor sich gegangen sei: die Bildung eines echten Zellkerns aus einem Chromidialsystem soll also hier in der Entwicklung, Ontogenie dieses Spaltpilzes vor sich gehen, derart, daß nur in einem ganz bestimmten Entwicklungsstadium, nämlich bei der Sporenbildung, ein typischer Zellkern sich zeigt, in allen anderen Stadien lediglich der

1) Frenzel, J., Zeitschr. f. Hyg. 1891, Bd. 11, S. 207; zit. nach Schaudinn.
2) Dobell, C. C.,Ref. B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 278.

Chromidialapparat. *Bac. sporonema* soll einfacher organisiert sein insofern, als diese Entwicklung eines echten Zellkerns aus den Chromidien hier nicht sichtbar ist. So genial diese Deutung sein mag, sie stößt doch auf ernste Bedenken. Denn es ist zu sagen, daß die Deutung jener Körnchen als Träger diffus verteilter Kernstoffe noch durchaus zweifelhaft ist, um so zweifelhafter, als jener Teil des „Chromatins", der nicht als solches in die Sporen eingeht, verschwindet und zum Aufbau der Sporen dient, also sich ganz wie ein gewöhnlicher Reservestoff verhält. So neigen wir uns der Ansicht des Forschers[1]) zu, welcher es für möglich hält, daß gar keine Kernstoffe, sondern mindestens zum größten Teil Volutin hier vorgelegen habe, und daß jene echten Kerne nichts weiter sind als mit Reservestoffen beladene Sporenanlagen, die mit Kernen nur eine äußerliche Ähnlichkeit haben. Ist diese Ansicht auch nicht streng beweisbar, so muß sie doch der anderen so lange als mindestens gleichberechtigt gegenübergestellt werden, bis neuere Untersuchungen am *Bac. Bütschlii*, der leider, wie es scheint, eine seltene Form ist, die Sachlage geklärt haben, und bis unsere Auffassungen über die Natur des Chromatins und über die Umgrenzung dieses Begriffs etwas sicherer geworden sind.

Etwas eingehender müssen wir uns beschäftigen mit der Deutung, die der Entdecker des *Bac. Bütschlii* jener der Sporenbildung vorhergehenden, ganz sicher beobachteten Wiederverschmelzung zweier Zellen gibt. Die letztere wird von ihm als ein Geschlechtsakt angesehen, als sog. Autogamie, Selbstbefruchtung, wie sie bei anderen niederen Wesen beobachtet worden ist; als Autogamie von *αὐτός*, selbst, zu bezeichnen, weil nicht zwei entfernte Zellen miteinander verschmelzen, sondern die Tochterzellen ein- und derselben Mutterzelle. Somit wird angenommen, daß die Sporenbildung hier Folge eines Geschlechtsaktes sei.

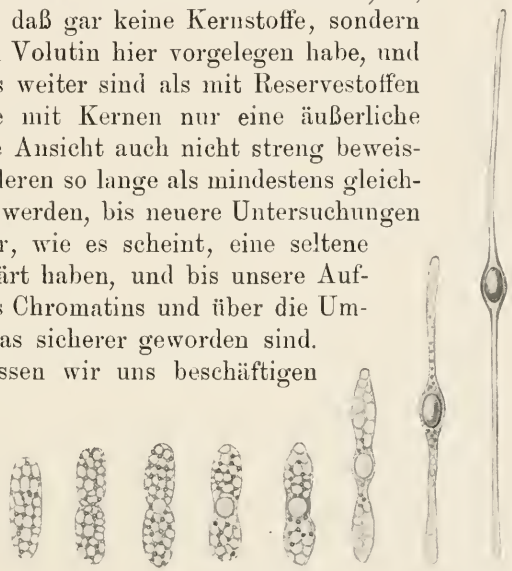


Abb. 52.
Bac. sporonema,
Teilungsversuch mit folgender Sporenbildung.
(Vergr. 2250.) — Nach Schaudinn.

Hier liegt der einzige ernst zu nehmende Fall vor, in welchem bis jetzt bei Bakterien von Geschlechtlichkeit gesprochen wird. Auch die Richtigkeit dieser Deutung ist uns übrigens sehr fraglich, und es er-

1) A. Meyer.

scheint einfacher anzunehmen, daß eine gewöhnliche Zellteilung vorliegt, die aber nicht bis zu Ende, bis zur Trennung der Tochterzellen, durchgeführt wird, vielmehr rückgängig gemacht wird, weil sich inzwischen Bedingungen für die Sporenbildung einstellten. Dieses ist, soviel ich aus dem Referat sehe, auch die Deutung, die der Entdecker von *Bac. spirogyra* und *lunula* (S. 122) gibt. Es soll nicht geleugnet werden, daß auch diese Deutung subjektiv und problematisch erscheint, hoffentlich gelingt durch weitere Untersuchungen recht bald die definitive Lösung dieser äußerst interessanten Frage.

Es soll noch kurz erwähnt werden, daß *Bac. Bütschlii, sporonema spirogyra* und *lunula* mit Rücksicht auf diese Teilung (bzw. Anlauf zur Teilung) und Wiederverschmelzung vor der Sporenbildung vielleicht nicht vereinzelt dastehen. Denn es ist darauf hingewiesen worden, daß auch manchmal bei den anderen oben abgehandelten endosporen Stäbchen Vorgänge im Zellinneren darauf hindeuten, daß der Sporenbildung ein Anlauf zur Teilung vorangehe, daß Sporenbildung eigentlich bei allen endosporen Bakterien eine modifizierte Zellteilung sei.

* * *

Wollen wir ganz sicher feststellen, daß die Gebilde, welche wir für Sporen halten, nun auch wirklich solche sind, so gilt es, sie zur Keimung zu bringen und ihr weiteres Schicksal zu verfolgen. Da müssen wir uns zuerst der Tatsache erinnern, daß die Bedingungen für die Sporenkeimung andere sind als für die Sporenbildung. Wir werden also in den meisten Fällen, um die Keimung zu beobachten, die Sporen auf ein neues Nährsubstrat übertragen müssen. Nur in vereinzelten Fällen hat man beobachtet, daß Sporen am Orte ihrer Bildung wieder auskeimen (sog. „Nachkeimung"). Ein aus Speichel isolierter Spaltpilz keimte in demselben Medium, in welchem die Sporen sich gebildet hatten, falls man es aufkochte. Flüchtige oder durch Hitze zerstörbare Stoffwechselprodukte verhindern hier also die Keimung.[1]) Ein schon lange bekanntes Beispiel dafür bietet sodann der Milzbrandbazillus[2]), wenn dieser in einem Tropfen humor aqueus gezüchtet wird; das dürfte sich wohl so erklären, daß zwischen der Zeit der Sporenbildung und Keimung Veränderungen im Nährboden vor sich gehen, die diesen für Keimung und Wachstum tauglich machen (vgl. S. 67). *Bac. carotarum* sei als weiteres Beispiel genannt. Auch beim *Bac. tumescens* sind Nachkeimungen schon seit längerer Zeit erkannt und vor kurzem genauer beschrieben

1) de Jager, zit. n. Küster, E., Vortr. üb. Entwicklungsmech., 1909, S. 22.
2) Koch, R., Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 2, 1897, S. 277.

worden. Auf Zuckeragar gezüchtet läßt dieser Spaltpilz alle Sporen, die bei 28° nach 36 Stunden ausgereift und frei sind, sofort wieder auskeimen; das kann sich mehrfach wiederholen.[1]) Vgl. dazu S. 178 und das, was oben (S. 67) über sekundäre Kolonien gesagt wurde.

Oft ist es empfehlenswert, sporenhaltiges Bakterienmaterial, in dem man die Keimung beobachten will, zuvor kurze Zeit auf 100° zu erhitzen, da dann alles, was nicht Spore ist, zugrunde geht, die Sporen selbst aber diesen Eingriff überdauern. Dieser Umstand kann, wie hier zwischengeschaltet werden mag, von der Sterilisationstechnik verwertet werden, wenn es gilt, sehr widerstandsfähige Sporen ohne allzulanges und starkes Erhitzen des Substrates unschädlich zu machen: man erwärmt das betr. Material für kurze Zeit auf etwa 100° und tötet so alles ab bis auf die Bakteriensporen, läßt sodann bei günstiger Temperatur stehen und wiederholt das Erhitzen nach 24 Stunden nochmals, wodurch die inzwischen zu vegetativen Stäbchen ausgekeimten Sporen ebenfalls abgetötet werden („Fraktionierte Sterilisation").

Oft genügt es, statt auf 100° mehrfach hintereinander auf 60° zu erhitzen, da bei dieser Temperatur die meisten, wenngleich nicht alle vegetativen Spaltpilzformen abgetötet werden. Erhitzung auf 60° behufs Sterilisierung nennt man auch „Pasteurisierung".

Abb. 53.
Bac. cohaerens.
Sechs Stunden alter Keimling mit Sporenmembran.
(Vergr. 1750.)
Nach A. Meyer.

Davon, daß Bakteriensporen eine längere Ruhezeit durchmachen müßten, ehe sie keimen können, ist nichts bekannt. Die Sporen des *Bac. sporonema* müssen austrocknen, ehe sie auszukeimen vermögen.

Doch wir wollten die Keimung der Spore beobachten: Die Spore schwillt an, und zwar je nach den Bedingungen nach verschieden langer Zeit, z. B. 3 bis 4 Stunden, nachdem sie auf das Keimsubstrat übertragen wurde. Gleichzeitig schwindet ihr starkes Lichtbrechungsvermögen, die Haut, die Exine und Intine, reißt an einer Stelle auf, und das Keimstäbchen tritt aus, langsam oder „mit einem Ruck", von Anfang an mit einer Haut umgeben, um sich sofort durch Teilung zu vermehren. Eine Zeitlang sieht man noch die klaffende Sporenhaut an ihm hängen (Abb. 53).

Das Aufreißen der Spore erfolgt bald polar, bald lateral (äquatorial). Bei einigen Arten dürfte es ein konstantes Artmerkmal sein,

1) Koch, A., Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 277. Garbowski, L., Biol. Ztbl. 1907, Bd. 27, S. 717

ob polare oder äquatoriale Keimung eintritt, in anderen Fällen wechselt das bei den Sporen ein und derselben Art. Schon in der älteren bakteriologischen Literatur finden sich reichlich Angaben über diesen Punkt; wir beschränken uns darauf, hier zu erwähnen, daß *Bac. anthracis* polar, *subtilis, ventriculus, inflatus* äquatorial keimt, und daß zwei neuerdings bekannt gewordene, an hohe Temperaturen angepaßte Arten, die einander sehr ähnlich sind, *Bac. calfactor* und *tostus*, sich darin unterscheiden, daß die Sporen des erstgenannten stets polar, die des andern stets äquatorial auskeimen. Bei anderen Arten ist auch noch „bipolare" oder „schiefe" Auskeimung beobachtet worden. Ob schon an noch ruhenden Sporen die Stelle, wo später die Sporenhaut reißen soll, ausgebildet ist, bleibt in den meisten Fällen wegen der geringen Dimensionen der Sporen zweifelhaft. Nur bei *Bac. Bütschlii* wird ein Keimporus an einem Pol der Spore beschrieben; gewisse Beobachtungen deuten darauf hin, daß ein solcher auch sonst vorkommt.[1])

Abb. 54.
Bac. subtilis.
a Keimkette mit anhängender leerer Sporenhaut; 6½ Stunden nach der Aussaat; noch keine Geißeln vorhanden. *b* Drei Stäbchen mit Geißeln, die fast zur endgültigen Länge herangewachsen sind.
(Vergr. ca. 1500.)
Nach Alfr. Fischer.

Die Keimstäbchen gleichen nach Form und Inhalt bereits den später auftretenden Zellen der Art, ihren Deszendenten, solange diese kräftig wachsen, im wesentlichen; bei *Bac. tumescens* sind sie länger. Ein Unterschied ist bei beweglichen Arten zu verzeichnen: Keimstäbchen und die ersten Abkömmlinge derselben pflegen, nach Angaben in der Literatur[2]) (Abb. 54), unbeweglich zu sein, doch werden die Keimstäbchen des *Bac. asterosporus* als sofort beweglich geschildert; diese, sowie ihre nächsten Deszendenten, haben kürzere und dünnere Geißeln als die spätere Nachkommenschaft.[3]) Einige sehr sonderbare Fälle von „Nachkeimungen" sind beschrieben worden bei (vgl. S. 67), *Bac. tumescens* und *asterosporus*, in denen das Keimstäbchen, statt sich zunächst eine Zeitlang durch vegetative Zellteilung zu vermehren, sofort wieder eine Spore bildete, die ihre Mutterzelle prall ausfüllte, so daß es den Anschein hatte, als trete aus einer Spore sofort wieder eine Spore aus. Es handelt sich hier um eine anomale, wie

1) Schaudinn, F., vgl. auch Meyer, A., Bot. Ztg. 1903, Bd. 61, 2. Abt., S. 1.
2) Fischer, A., Jahrb. f. wiss. Bot., 1894, Bd. 27, S. 1.
3) Meyer, A., Flora 1897, Bd. 84, S. 185.

es scheint, durch Überfütterung, die auf unseren künstlichen Nährböden nur zu leicht eintreten kann, bedingte Erscheinung.[1]) Immerhin hat sie theoretisches Interesse, da sie zeigt, daß die Bakterienzelle in Abhängigkeit von äußeren Bedingungen stets befähigt ist, Sporen zu bilden, und daß nicht etwa aus unbekannten, in der Organisation liegenden Gründen immer erst eine bestimmte Zahl von vegetativen Zellteilungen stattgefunden haben muß, ehe die Zelle wieder die Befähigung zur Sporenbildung erlangt.

Redet man ohne weitere Zusätze von Bakteriensporen, so versteht man darunter fast immer die eben behandelten Endosporen. Neben diesen aber gibt es bei anderen Arten, denen die Endosporen abgehen, noch andere Sporen, die man wohl auch heute noch mit dem Namen „Arthrosporen" bezeichnen kann, obwohl sie nicht ganz leicht umgrenzt und definiert werden können. Man kann folgendes sagen: In physiologischer Hinsicht dienen sie teilweise der Erhaltung der Art unter ungünstigen Bedingungen, hauptsächlich aber der Vermehrung und Verbreitung, während die Endosporen natürlich auch der Verbreitung dienen, aber doch in erster Linie dazu berufen sind, der Art an Ort und Stelle über schlimme Zeiten hinwegzuhelfen. So sind denn auch die Arthrosporen widerstandsfähiger gegen Trockenheit, Hitze, als die vegetativen Zellen, aber die Resistenz ist im allgemeinen doch weniger stark ausgeprägt. Immerhin können z. B. die Arthrosporen der Schleimbakterien im trockenen Zustand die Temperatur von 100 Grad während einiger Minuten aushalten, während die vegetativen Zellen nur kurze Zeit 50 Grad ertragen.[2])

Abb. 55.

a—h: Sporenkeimung von *Myxococcus ruber*. *a* Ruhende Spore (9[45] Uhr). *b* Spore mit dem ersten Zeichen der Keimung (12 Uhr). *c*, *d*, *e*, *f* Dieselbe Spore, gezeichnet um 2, 3, 4[30], 5 Uhr. *g* Anderes Stäbchen derselben Aussaat um 6 Uhr. *h* 20 Stunden weiter, kurz vor der Teilung. (Vergr. 3000.)

i—m: Aufeinanderfolgende Stadien der Sporenbildung von *Myxococcus ruber*. (Vergr. 5000.) — Nach Baur.

1) Garbowski, L., Biol. Zentralbl. 1907, Bd. 27, S. 717.
2) Baur, E., Arch. f. Prot.kde. 1904, Bd. 5, S. 92.

Schärfer sind die Arthrosporen in genetischer Beziehung von den Endosporen zu scheiden: „Der Name soll bedeuten, daß losgetrennte Glieder des Verbandes oder der Generationsreihe vegetativer Zellen ohne vorherige endogene Neubildung Sporenqualität annehmen.“[1]) So kann man, wenn man will, von Arthrosporenbildung fast schon reden, wenn Bakterienzellen einer Art, die keine Endosporen bilden kann, beim Austrocknen ihres Standortes durch den Wind verbreitet

Abb. 56.
Cladothrix dichotoma.
Verzweigungsstelle mit einem kurzen, am Ende einen Schwärmer abgliedernden Ast und einem längeren Zweig, der, eben im Begriff einen neuen Ast zu bilden, sich in Schwärmer auflöst.
(Vergr. ca. 1500). — Nach Alfr. Fischer.

Abb. 57.
Crenothrix polyspora.
Der Faden am weitesten links in lebhaftem Wachstum begriffen. Die anderen Fäden in Konidienbildung.
(Vergr. 500). — Nach Migula.

werden. Auch die oben schon bei *Bact. Zopfii* geschilderten Kugelbakterien ähnlichen Zellen gehören hierher.

Typischer ausgebildete Arthrosporen hat man bei Schleimbakterien, nachgewiesen, die später noch genau geschildert werden sollen. Hier sei nur auf Abb. 55 verwiesen.

1) de Bary, A., Vorl. üb. Bakt., 2. Aufl., Leipzig 1881, S. 18.

Um zu keimen, wandeln sich diese Arthrosporen ohne Abstoßung einer Sporenhaut wieder in normale, vegetative Zellen um. In einigen Fällen hat man auch gesehen, daß eine äußere dünne Hautlamelle dabei abgestoßen wird, so bei den eigenartigen Sporen eines wichtigen Spaltpilzes, des *Azotobacter*, der uns später noch eingehender beschäftigen wird.

Außer den eben genannten Arthrosporen gibt es nun im Reiche der Bakterien, und zwar bei den Fadenbakterien, noch andere, die wir teilweise den Schwärmsporen der Algen, teilweise den Konidien der Pilze an die Seite stellen dürfen.

Bei *Cladothrix dichotoma*[1]) (Abb. 56), ferner bei dem Eisenbakterium *Leptothrix ochracea*[2]) finden wir, daß einige Zellen oder Zellketten sich aus dem Fadenverband lösen können und fortschwärmen, um sich an geeigneten Stellen wieder festzusetzen und zu neuen Fäden auszuwachsen. Diese Schwärmsporen sind offenbar den Schwärmsporen höherer Pilze oder Algen biologisch unmittelbar vergleichbar, sie unterscheiden sich gestaltlich im wesentlichen dadurch, daß sie umhäutet sind, während die Algenschwärmer nackte Zellen sind, die aus den Zellen der Mutterpflanze ausschlüpfen und sich erst, nachdem sie sich festgesetzt haben, wieder mit einer neuen Zellhaut umgeben. *Thiothrix* (Abb. 40, S. 151) eine fadenförmige Schwefelbakterie, hat, wie wir schon wissen, ähnliche Verbreitungsorgane, nur lösen sich hier Zellen oder Fadenstücke ab, um davonzukriechen.

Als Konidien andererseits mag man derartige Gebilde bei Fadenbakterien dann bezeichnen, wenn sie nicht eigenbeweglich sind, sondern durch Wasserströmungen an andere Standorte transportiert werden. So gibt es festsitzende Fadenbakterien, *Crenothrix* (Abb. 57), die an der Spitze dicker werden; hier teilen sich dann die Zellen nicht nur quer, wie bisher, sondern auch längs, und so entstehen kugelige Zellen, die sich voneinander trennen und massenhaft aus der oben geöffneten Scheide herausgespült werden. Von den Schimmelpilzkonidien unterscheiden sie sich dadurch, daß jene meistens durch den Wind verbreitet werden, während die Fadenbakterien in allen Entwicklungsstadien ans Wasserleben angepaßte Formen sind und dauernd untergetaucht leben. Daß Fadenbakterien u. U. auch ganz oder fast ganz in die einzelnen Zellen zerfallen können, also jede Zelle des Fadens zur Konidie werden kann, ohne sich morphologisch weiter zu verändern, haben wir schon gehört.

Man hat endlich auch von Chlamydosporen bei Bakterien ge-

1) Fischer, A., Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 27, S. 1.
2) Molisch, H., Die Eisenbakterien, Jena 1910.

sprochen (Abb. 58).[1]) So nennt man bestimmte Sporen höherer Pilze, die dadurch entstehen, daß die aneinandergereihten Zellen der Pilzfäden sich unter Abrundung und Verdickung der Zellhaut sporenähnlich umwandeln. Bestimmte endospore Bakterien sollen unter gewissen Bedingungen, nachdem sie lose Zellfäden gebildet haben, solche Chlamydosporen hervorbringen, und zwar an solchen Stellen einer Kultur, an welchen die Zellen durch die äußeren Bedingungen sowohl daran verhindert werden, weiter zu wachsen, als auch (z. B. *Bac. cohaerens, Ellenbachensis, ruminatus*) Endosporen zu bilden. Es handelt sich darum, daß die zu Fäden aneinander gereihten vegetativen Zellen anschwellen, größer werden und sich mit lichtbrechendem Inhalt füllen, der anscheinend homogen ist. Nähere Untersuchungen, zumal über die Keimfähigkeit und die weiteren Schicksale dieser Gebilde wären erwünscht. Andere Forscher, die solche Dinge ebenfalls gesehen haben, erblickten in ihnen lediglich krankhaft veränderte Zellen. Wir kommen später, wenn wir auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Bakterien zu sprechen kommen, darauf zurück.

Abb. 58.
Bac cohaerens,
Chlamydosporenverband.
(Vergr. ca. 1750.)
Nach A. Meyer.

* * *

Blicken wir nunmehr zurück auf die äußere und innere Morphologie der Spaltpilze, so sehen wir, daß sie, in welcher Form sie uns auch entgegentreten mögen, stets von Zellhaut umkleidet sind, im Gegensatz zu vielen Pilzen und Algen höherer Organisation, die auch, wenngleich vorübergehend, als nackte Schwärmer auftreten können. Allerdings hat man beobachtet, daß unter gewissen ungünstigen Bedingungen die Bakterienzellhaut an einer Stelle platzt, das Protoplasma heraustritt, sich kugelförmig abrundet und mit einer neuen Zellhaut umgibt, so daß z. B. an einer stäbchenförmigen Zelle eine kleine Kugel dransitzen kann („Plasmoptyse"). Solche Vorgänge hat man z. B. in Kulturen des Cholerabazillus schon früher beobachtet. Es handelt sich aber stets um pathologische Erscheinungen; die betr. Gebilde sind dem Tod geweiht. Auch wird der Vorgang, wie wir ihn soeben im Anschluß an die Darstellung eines Forschers[2]) geschildert haben, von einem anderen Forscher[3]) energisch bestritten. Es ist aber jedenfalls kaum ein Zweifel daran möglich, daß es einer fortgeschrittenen Technik noch gelingen wird, künstlich nacktes Bakterienprotoplasma aus einer Zelle heraus-

1) Meyer, A., Ber. d. d. bot. Ges. 1901, Bd. 19, S. 428.
2) A. Fischer. 3) A. Meyer.

zulocken, es zu veranlassen, sich mit einer Zellhaut zu umgeben und dann weiter zu wachsen, wie das z. B. bei Algen gelungen ist, und so zu zeigen, daß auch bei den Bakterien die Zellhaut ein Produkt des lebendigen Protoplasmas, ein ergastisches Gebilde ist, das auch auf künstliche Eingriffe hin vom Protoplasma nach Bedarf neugebildet werden kann. Wir erwähnen noch, daß von einem Forscher auch behauptet wird, daß *Spirillum volutans* in Form nackter Zellen auftreten kann. Diese ungemein problematische Mitteilung ist noch zu neu, als daß man sich ein bestimmtes Urteil über sie bilden könnte.[1])

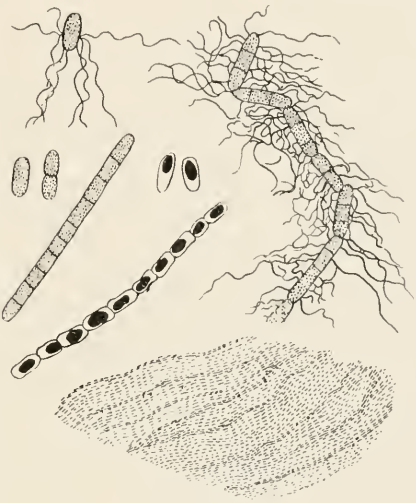


Abb. 59.
Bac. subtilis im Heuinfus.
Sämtliche vorkommende Zustände.
Vergr. 1500,
nur die unterste Figur, die einen Kahmhautfetzen darstellt, 250.
Nach Brefeld aus Alfr. Fischer, Vorlesungen über Bakterien.

Es dürfte sich nun empfehlen, daß wir als Wiederholung der Ausführungen in diesem Abschnitt in Gedanken noch den Entwicklungsgang einiger typischer Bakterienarten bei dauernder mikroskopischer Beobachtung verfolgen. Zuerst einen sehr einfachen Fall: Wir untersuchen ein Stäbchenbakterium, das weder Beweglichkeit noch Sporenbildungsvermögen besitzt, z. B. eine der Formen, die als Erreger der Milchsäuerung überall angetroffen werden. Wir würden, wenn es in guter Nährlösung sich befindet, beobachten, daß es sich dauernd teilt, daß nach einiger Zeit die Zellteilung langsamer erfolgt, um endlich, wenn die Nahrung mangelt oder die Nährlösung unbrauchbar wird, ganz eingestellt zu werden. Dann würden die Zellen zum Teil absterben, zum Teil in Dauerzustand übergehen, indem sich die Wand vielleicht etwas verdickt. Neue Zellteilung würde eintreten, sobald neue Nahrung geboten würde.

Etwas komplizierter würde sich der Entwicklungsgang eines Heubazillus gestalten, der Beweglichkeit und Befähigung zur Sporenbildung hat (Abb. 59). Wir übertragen eine einzige Spore in einen hängenden Tropfen guter Nährlösung und beobachten sie dauernd mikroskopisch.

1) Fuhrmann, F., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 129.

Nach einiger Zeit sehen wir, wie sie auskeimt, das Keimstäbchen vermehrt sich lebhaft durch Teilung, seine Nachkommen beginnen im Tropfen lebhaft umherzuschwärmen, bald einzeln, bald zu mehreren aneinanderhaftend. Nach einiger Zeit fällt es auf, daß die Zellen beginnen, möglichst sauerstoffreiche Stellen des Tropfens, d. h. dessen freie Oberfläche aufzusuchen, daß sie hier das Schwärmen aufgeben und zur Ruhe kommen, sich aber noch weiter teilen; nur bleiben jetzt die Zellen zu Fäden vereint. So bildet sich bald eine kleine Decke, und kurze Zeit darauf schreiten alle oder doch die meisten Zellen zur Sporenbildung. Dann werden die Mutterzellen aufgelöst und verschwinden, die Sporen werden frei und sammeln sich jetzt, dem Zuge der Schwere folgend, an der tiefsten Stelle des Tropfens an. Nur die fortlaufende mikroskopische Beobachtung beweist uns hier, daß die verschiedenen Formen, nämlich Schwärmer, Zellfäden, sporenbildende Zellen, in den Entwicklungskreis ein und derselben Art gehören. So ist z. B. die Entwicklung von *Bac. leptosporus* und *sessilis* (zwei, mit *subtilis* verwandten, sog. „falschen" Heubazillen) auf Grund Tag und Nacht fortgesetzter mikroskopischer Beobachtung von Spore zu Spore verfolgt und in schönen Bildern festgelegt worden.[1])

Endlich sei als drittes Beispiel noch die uns schon bekannte *Cladothrix dichotoma*, die als höchst entwickelter Spaltpilz gilt, beobachtet. Wir würden eine stäbchenförmige Schwärmzelle beobachten, die sich an unserem Deckglas mit einem Pol festsetzt, indem sie einen klebrigen Membranstoff ausscheidet. Die Zelle teilt sich nun und bildet einen umscheideten Faden, der zunächst, solange Nahrung nicht mangelt, lebhaft weiter wächst, dabei gleitende Verzweigung zeigend. Jeder Seitenzweig teilt sich ebenfalls, bis ein ganz stattliches Pflänzchen erwachsen ist, ein mit bloßen Augen ohne Schwierigkeit sichtbares Fadenbüschel. Bald zeigt sich, daß an bestimmten Stellen, zumal wohl den Zweigenden, die Scheide verquillt und die Zellen hinwegschwärmen, oder es wandern Zellen oder Zellketten selbständig aus den Scheiden aus, um sich an anderen Stellen wieder festzusetzen. Falls genügend Nahrung geboten wird, wachsen sie dann hier wieder zu Fäden aus. Auch hier können wir uns am sichersten durch die fortlaufende mikroskopische Beobachtung davon überzeugen, daß Schwärmer und Zellfäden zusammengehören.

Wenn wir nun solchen Entwicklungsgang verfolgen, so dürfen wir nicht vergessen, daß er stets ganz unter dem Bann der äußeren Bedingungen steht und durch deren Wechsel ebenfalls stark abgeändert werden kann.[1]) So wäre es wohl nicht allzuschwer durch Abänderung

1) Klein, L., B. C. 1889, Bd. 6, S. A.

der Kulturbedingungen zu erreichen, daß beim Heubazillus die Zellen nicht schwärmten, sondern sofort nach dem Auskeimen der Spore zu Fäden aneinandergereiht liegen blieben und daß dann später durch Änderung der Lebensbedingungen die Schwärmperiode ausgelöst würde. Wir können also die eben geschilderten Phasen des Entwicklungsganges ziemlich nach Belieben durcheinanderwerfen, und wenn man den eben geschilderten Entwicklungsgang meistens als den „typischen" hinstellt, so hat das seinen Grund darin, daß er an natürlichen Standorten der Bakterien meistens so und nicht anders verlaufen dürfte.

1) Georg Klebs; vgl. auch Fuhrmann, F., Beih. z. Bot. Zentralbl. 1908, Bd. 23, I, S. 1.

Kapitel VII.

Systematik der Bakterien.

Nachdem wir Gestalt und Organisation der Spaltpilze eingehend erörtert haben, müssen wir nunmehr versuchen, so gut als möglich Ordnung in das Chaos von Formen zu bringen und zu fragen, wie wir die Bakterien am besten gruppieren, um eine tunlichst bequeme Übersicht über dieselben zu erhalten. Es ist also Bakteriensystematik, die wir jetzt treiben wollen: um aber keine falschen Vorstellungen zu erwecken, betonen wir, daß wir an unsere bakteriensystematischen Versuche keinen so strengen Maßstab anlegen wollen, wie es üblich ist bei der systematischen Bearbeitung höherer Pflanzen. Steckt sich diese letztere doch noch andere, höhere Ziele, als eine bequem zu übersehende Registrierung der Formen zu geben, ist sie doch gleichzeitig bestrebt, ein System aufzustellen, das den vermutlichen entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der Formen nach Möglichkeit wiederspiegelt; während wir uns, wie eingangs gesagt, mit der bescheidenen Aufgabe, eine halbwegs brauchbare Übersicht der Formen zu geben, begnügen wollen und müssen. Hierzu zunächst noch einige Erläuterungen:

Der Forscher, welcher eine Gruppe höherer Pflanzen systematisch bearbeitet, hat zunächst unter der großen Zahl gestaltlicher Eigenschaften, morphologischer Merkmale diejenigen auszusuchen, welche die gesamte Organisationshöhe bedingen, sog. Organisationsmerkmale, und sie zu scheiden von den sog. Anpassungsmerkmalen, die nur von den jeweiligen Lebensbedingungen gemodelt werden oder früheren Lebensbedingungen gemodelt worden sind und im allgemeinen für die systematische Gruppierung keine Verwendung finden, da sie bei recht verschieden organisierten Wesen in ähnlicher Ausbildung wiederkehren. Indem er nun auf Grund der Organisationsmerkmale die Pflanzen derart in eine Reihe ordnet, daß die einfachsten unten, die kompliziertesten oben stehen, so erhält er einmal eine übersichtliche Anordnung und darf sodann hoffen, daß diese Reihe auch die allmähliche Entwicklung, wie sie im Verlauf der Erdgeschichte stattgefunden haben mag, wieder-

gibt, da man im allgemeinen annehmen darf, daß die Entwicklung vom Einfacheren zum Komplizierteren vorgeschritten ist, abgesehen von gewissen Ausnahmen, bei welchen man eine rückschrittliche Entwicklung, meist im Zusammenhang mit eigenartigen Ernährungsanpassungen, z. B. Schmarotzertum, anzunehmen gezwungen ist; jene einfacheren Formen können übrigens solche sein, die heutigen Tages noch leben und sich aus unbekannten Gründen nicht weiter entwickelt haben, oder aber Fossilien — die Paläophytologie ist eine der wichtigsten Hilfswissenschaften des Systematikers.

In solcher oder ähnlicher Weise wird die Aufgabe des Systematikers oft dargestellt, und das klingt ja auch ganz gut, aber wer tiefer eindringt, weiß doch, daß es noch der Schwierigkeiten genug gibt: was sind Organisations-, was Anpassungsmerkmale? Können beide überhaupt scharf geschieden werden, oder entwickeln sich nicht vielmehr dauernd die letzteren zu den ersteren? Solche Fragen werden immer wieder gestellt und verschieden beantwortet, aber, wie dem auch sei, die hoch entwickelten Pflanzen bieten doch wenigstens eine große Zahl leicht kenntlicher morphologischer Merkmale, was zur Folge hat, daß eine große Zahl derselben nach allgemeiner Übereinkunft für systematische Zwecke verwertet werden und Diskussionen über die Verwertbarkeit anderer leicht möglich und fast immer von großer Anregungskraft für die wissenschaftliche Forschung sind. — Im Gegensatz dazu bieten die Bakterien nur wenige Merkmale, die in ihrer Bedeutung nicht umstritten wären oder ohne längere, oft sehr subtile Untersuchungen ermittelt werden könnten; in vielen Fällen bleibt nur die äußere Gestalt der Zelle, und diese ist eben doch ein recht „äußerliches“ Merkmal; das lehrt folgende Überlegung: Hat man vor sich ein Kugel- und ein Schraubenbakterium und soll beide in eine Reihe ordnen, so wird man zweifellos den Eindruck haben, daß ersteres das primitiver gebaute ist, und darum letzteres von ihm ableiten; gleichwohl könnte das ein arger Trugschluß sein, und jenes Kugelbakterium könnte eine weitaus kompliziertere innere Struktur haben, nur daß sie uns vorläufig noch verborgen ist.

So sind wir denn gezwungen, heutigen Tags ein Bakteriensystem, dessen wir nicht entraten können, auf recht äußerlichen Merkmalen aufzubauen, und hoffen, daß es nur eine Frage der Zeit sein möchte, daß es gelingt, ein natürlicheres System auf Grund genauerer Erkenntnis der Zellorganisation der Bakterien aufzustellen, und auch auf Grund der rüstig vorwärtsschreitenden Versuche über Vererbung und Artbildung bei Bakterien, die wir im nächsten Kapitel noch kennen lernen werden. Die Bakterienpaläontologie läßt uns in diesen Fragen fast ganz im Stich.

Fast jeder Bakteriologe fühlt sich bemüßigt, „sein“ Bakteriensystem

auszuarbeiten.[1]) Wir geben im folgenden eines, das unter Benutzung verschiedener neuerer Systeme, so wie es uns für unsere augenblicklichen Zwecke am praktischsten erschien, aufgebaut ist, ein eklektisches System, das auf jegliche Originalität verzichten will, eine systematische Übersicht, die nur Mittel zum Zweck sein will, Übersicht und Verständigung zu erzielen, nicht etwa eine systematische Arbeit, die Selbstzweck ist und den natürlichen Zusammenhang zwischen den Formen andeuten soll.

Wir fassen die Bakterien auf als einen Stamm der Pilze, den Stamm der *Schizomycetes* oder der *Spaltpilze.*

Innerhalb dieses Stammes unterscheiden wir zwei Reihen, die *Haplobacterinae,* von ἁπλός, einfach, und die *Desmobacterinae,* von δεσμός, Faden (auch Trichobakterien oder Chlamydobakterien genannt).

Die Haplobakterien sind diejenigen Spaltpilze, die nicht in Form fester, umscheideter Zellfäden auftreten, vielmehr als Einzelzellen oder als Kolonien; die Desmobakterien treten in Form fester, umscheideter Zellfäden auf.

Innerhalb der Haplobakterien unterscheiden wir folgende Familien:

1. *Coccaceae* oder Kugelbakterien;
2. *Bacillaceae* oder Stäbchenbakterien;
3. *Spirillaceae* oder Schraubenbakterien.

Soweit die Formen, die ihrer Zellgestalt nach einer dieser drei Familien zugerechnet werden müßten, durch Bakteriopurpurin rot gefärbtes Protoplasma aufweisen, stellen wir sie zur Familie der

4. *Rhodobacteriaceae* oder Purpurbakterien.

Als Anhang an die Haplobakterien behandeln wir zuerst die

5. *Mycobacteriaceae* oder Pilzbakterien,

sodann die

6. *Myxobacteriaceae* oder Schleimbakterien.

Innerhalb der Desmobakterien bringen wir alle Gattungen in einer Familie unter, der Familie der

7. *Desmobacteriaceae.*

Als Anhang an diese letzteren behandeln wir einige abweichend gebaute Fadenbakterien, die Gattungen *Beggiatoa, Thiophysa* und *Thiothrix.*

Wir besprechen nun diese Familien der Reihe nach:

1) Eine Übersicht über die verschiedenen Systeme gibt Migula, W., in Lafars Hdb. Bd. I, S. 128.

1. *Coccaceae.*

Hierunter fassen wir alle Bakterien mit kugelförmigen Zellen zusammen, die sich nicht, auch nicht kurz vor der Teilung strecken, oder nicht so stark, daß die mittleren Teile der Längswände im optischen Längsschnitt parallel sind, also niemals die Form von Kurzstäbchen haben (vgl. dazu S. 159). Auf die Frage nach der Beweglichkeit kommen wir noch zu sprechen im Anschluß an bereits oben Gesagtes. Sporenbildung kommt vor, ist aber selten. Abweichung von der Kugelform, Bildung „lanzett"förmiger Zellen, zeigt z. B. *Streptococcus lanceolatus.*

Auf große Schwierigkeiten stößt die Einteilung der Kokkazeen in Gattungen. Das Einfachste, darum nicht eben Schlechteste wäre es, nur eine Gattung aufzustellen, die Gattung *Micrococcus*, die dann aber in eine fast unübersehbare Zahl von Arten gespalten werden müßte. Gewöhnlich bezeichnet man als *Micrococcus* diejenigen Kugelbakterien, welche sich derart teilen, daß die Tochterzellen, wenn man sie sich nach der Teilung zusammenhaftend denkt, ein Täfelchen aus in einer Ebene regelmäßig angeordneten Zellen bilden würden. Jede neugebildete Zellwand würde auf der zeitlich vorhergehenden senkrecht stehen. Man hat auch gesagt: es wechseln Längs- und Querteilungen miteinander ab, Bezeichnungen, die natürlich nur mit Rücksicht auf die ganze Kolonie, nicht aber auf die einzelne Zelle Sinn haben. Durch baldige Verschiebung und Trennung der Tochterzellen verwischt sich aber bei *Micrococcus* diese regelmäßige Anordnung, es sei denn, daß man durch Kultur in zähen Medien die Trennung vereitelt. Man hat auch die Meinung vertreten, daß es Kokkazeen gebe, bei denen die Teilung derart erfolgen könne, daß die Querwände ohne gegenseitige feste Orientierung im Raum gebildet würden; die Deszendenz würde dann auch ohne nachträgliche Verschiebungen sofort ganz unregelmäßige Haufen bilden. Wie es scheint, ist das aber nicht der Fall, jedenfalls wohl nie mit Sicherheit nachgewiesen.

Als *Pediococcus* würde man solche Kugelbakterien bezeichnen, bei welchen die Teilungsweise dieselbe wie bei *Micrococcus* ist, bei welchen aber die Zellen nach der Teilung de facto zu kleinen Täfelchen aneinander hängen bleiben. *Streptococcus* nennt man diejenigen Kokken, welche Zellketten bilden, bei denen also die Teilungswände stets parallel zueinander angelegt werden. Unter dem Namen *Sarcina* faßt man endlich solche Kugelbakterien zusammen, welche warenballenartige Pakete aus runden Einzelzellen bilden.

Schwierigkeiten ernster Art entstehen nun dieser scheinbar sicheren Einteilung dadurch, daß manche Arten, je nach den Lebensbedingungen,

bald dieser, bald jener Gattung zuzurechnen wären. Auf die äußeren Umstände, die dabei mitwirken, kommen wir später (Kap. VIII) noch zu sprechen. Für den großen, durch sein Stickstoffbindungsvermögen interessanten Kokkus, *Azotobacter*, gilt sogar, daß er als *Micrococcus*, *Streptococcus*, *Sarcina* auftreten kann, ja noch mehr: in jugendlichen Kulturen tritt er als plumpes Kurzstäbchen auf, so daß er selbst die Schranken der „Familie" durchbricht, ein Beleg dafür, wenn ein solcher noch nötig wäre, daß die Natur keine scharfen Grenzen macht, sondern nur der Forscher solche in sie hineinzutragen sucht, ohne daß das immer gelingen könnte. Ähnliches wie für *Azotobacter* gilt auch für das sonderbare, auf Meeresalgen schmarotzende *Sarcinastrum Urosporae*.[1]) Als weiteres Beispiel hierfür ist das in ungenügend sterilisierter Milch gefundene *Bacterium Fraenkelii*[2]) erwähnenswert. Auf Agar in Form beweglicher Stäbchen auftretend, bildet es, untergetaucht lebend, Ketten aus dicken Kokken, welche sich nicht nur quer, sondern auch längs teilen, ja auch durch Teilung in einer dritten Dimension zu Sarzinen werden können. Durch Auswachsen von Endzellen zu Zellketten kann auch „falsche Verzweigung" entstehen. Sehr eigenartige Wachstumsverhältnisse soll ferner ein aus der Luft eingefangener Spaltpilz zeigen, der in diesem Zusammenhang einer kurzen Erwähnung wert ist. Er kann in Form von Kokken, Diplokokken oder Sarzinen auftreten; indem ferner zwei nebeneinanderliegende Kokken zu Stäbchen auswachsen können, hat es den Anschein, als ob längsgeteilte Stäbchen vorlägen; diese zerfallen dann wieder in runde Zellen.[3]) (Man vergleiche auch die später [Kap. XVI] folgende Einteilung der Rhodobakterien und das, was dort über die Unterscheidung zwischen *Thiocapsa*, *Lamprocystis*, *Thiopedium* gesagt ist.)

Somit sind solche Bezeichnungen wie *Sarcina* usw. vielfach mehr habitueller Natur, als daß sie echte Gattungsnamen darstellten, verdienen aber beibehalten zu werden, weil tatsächlich viele Arten ihre charakteristische Wuchsform haben, wenigstens an den Orten, an welchen man sie gewöhnlich beobachtet, oder woher man sie einzufangen pflegt. Nach Angabe medizinischer Forscher, für welche die in Rede stehenden Formen besonders große Bedeutung haben, ist *Streptococcus* noch am schärfsten abgrenzbar, während *Micrococcus* und *Sarcina* vielfach ineinander übergehen.

Nun die Beweglichkeit der Kokkazeen. Man hat vorgeschlagen, bewegliche Kugelbakterien vom *Micrococcus* abzutrennen und als *Plano-*

1) Lagerheim, G., Ref. in Bot. Ctb. 1901, Bd. 85, S. 280.

2) Hashimoto, S., K. J., 1899, Bd. 10, S. 28.

3) Matzuschita, T., B. C. II, 1902, Bd. 9, S. 257. Vgl. u. a. auch Babes, E., Ztsch. f. Hyg., 1895, Bd. 20, S. 412.

coccus zu bezeichnen; im gleichen Sinn wird von *Planosarcina* gesprochen. Wenn nun die oben (S. 138) erwähnte Ansicht richtig ist, daß man durch geeignete Zucht alle unbeweglichen Formen auch beweglich erhalten könne, so würde diese Bezeichnung lediglich eine Zustandsbezeichnung, keine Gattungsbezeichnung sein; wir haben aber dort bereits gesagt, daß weitere Untersuchung dieser Frage nötig ist.[1])

Wir fügen hier endlich noch einige Habitusbezeichnungen an: Diplokokken (Doppelkokken) nennt man solche Kugelbakterien, deren Teilungsprodukte in Form von zwei Halbkugeln noch längere Zeit aneinanderhaften bleiben, ev. sog. „Semmelformen" bilden (S. 159). Als Staphylokokken (Traubenkokken) bezeichnen die Forscher, zumal die Mediziner, Kokken, die unregelmäßige Haufen bilden, in denen man mit einiger Phantasie die Zellen ähnlich angeordnet sieht wie Weintraubenbeeren in ihrem rispenförmigen Fruchtstand. Es handelt sich um Mikrokokken, die sich nach erfolgter Zellteilung unregelmäßig gegeneinander verschieben (Gegensatz zu *Streptococcus*).

Als einige Beispiele für Kokkazeen seien einigermaßen willkürlich folgende Arten genannt:

Micrococcus candicans, ein in Luft überall verbreiteter gemeiner Spaltpilz, daher häufig als Verunreiniger von Kulturen auftretend, sonst harmlos.

Micrococcus pyogenes, ebenfalls sehr verbreitet, eitrige Prozesse bewirkend, vielfach in Gemeinschaft mit andern Krankheitserregern.

Micrococcus intracellularis, Erreger der epidemischen Genickstarre, so genannt, weil er, wie auch *M. gonorrhoeae*, innerhalb der Eiterzellen auftreten kann.

Streptococcus pyogenes, recht häufig in Milch, im gesunden und kranken Organismus, bald harmlos, bald furchtbar gefährlich.

Sarcina aurantiaca, harmlos, sehr häufig; meist orangefarbige Kolonien bildend. Auch viele andere Arten von *Micrococcus* und *Sarcina* bilden gefärbte Kolonien von sehr verschiedener Farbe, gelb, orangerot, auch blau, mit sehr verschiedener Nuancierung.

Sarcina pulmonum, harmlos, häufig in den Luftwegen des Menschen. Fähig zur Sporenbildung. Letzteres gilt auch für *S. ureae* (vgl. Kap. XIV).

Betreffs einiger in biologischer Hinsicht sehr wichtiger Kugelbakterien, die mit physiologischen Namen belegt wurden, vgl. weiter unten.

2. *Bacillaceae.*

Die zweite, zugleich weitaus wichtigste Familie ist die der stäbchenförmigen Spaltpilze; sie umfaßt alle Gattungen, die stäbchenförmige

1) Ellis, D., B. C. I, Or., 1903, Bd. 33, S. 1.

Zellgestalt aufweisen und sich nach der Zellteilung entweder sofort trennen oder aber zu losen unverzweigten, nicht umscheideten Fäden vereint bleiben. Die einzelnen Arten sind entweder beweglich oder unbeweglich, besitzen zum Teil Sporen, zum andern Teil nicht.

Man unterscheidet hauptsächlich zwei Gattungen, *Bacillus* und *Bacterium*, die aber von den verschiedenen Autoren in sehr verschiedener Weise gefaßt werden. Die einen Forscher rechnen zur Gattung *Bacillus* die beweglichen, zur Gattung *Bacterium* die unbeweglichen Formen; das tun oder taten doch bis jetzt in erster Linie die theoretischen Bakteriologen, die Botaniker. Die andern reden von *Bacillus*, wenn die betr. Art Sporen bildet, sonst aber von *Bacterium*, ohne Rücksicht auf die Begeißelung und Beweglichkeit. Somit herrscht hier ziemliche Willkür, und das hängt damit zusammen, daß man auf keine Weise allen Bedürfnissen Rechnung tragen kann.

Das Prinzip, die Benennung auf Grund der vorhandenen oder mangelnden Befähigung zur Bewegung durchzuführen, hat zweifellos etwas sehr Bestechendes; immerhin scheint es uns doch, als ob man sich, zumal neuerdings, der Erkenntnis nur schwer verschließen könnte, daß in vielen Fällen ganz außerordentlich nahe verwandte Arten sich nur dadurch unterscheiden, daß die einen beweglich sind, die andern nicht, daß es darum unnatürlich wäre, sie in zwei Gattungen unterzubringen.[1]) Aus diesem Grund soll im folgenden die Frage, ob Sporen gebildet werden oder nicht, zum ersten Einteilungsprinzip erhoben werden, und sollen als *Bacillus* sporenbildende Arten, als *Bacterium* aber solche, denen diese Befähigung fehlt, zusammengefaßt werden. Leicht wird uns das nicht, mit Rücksicht darauf, daß die Mehrzahl der Botaniker[2]) das verwirft; zweifellos darf auch diese Einteilung keineswegs als ideal bezeichnet werden. Denn offenbar müssen wir eine Form, die wir heute als *Bacterium* benennen, morgen zu *Bacillus* stellen, falls andere oder wir „über Nacht" bei ihr Sporen auffinden, die man vorher, infolge ungeeigneter Zuchtbedingungen, noch nicht kannte. Wir nehmen diesen Nachteil in Kauf, da solche Verschiebungen auf Grund zunehmender Kenntnis sich überhaupt nicht vermeiden lassen, auch dann nicht, wenn man der anderen Fassung folgt, und dann an einem bis dahin für unbeweglich gehaltenen Spaltpilz durch geeignete Zuchtmethoden Bewegungsvermögen entdeckt.[3]) Jedenfalls stellt dann in unserer Fassung die Gattung *Bacillus* (in beschränkterem Maße allerdings die Gattung *Bacterium*), eine

1) So auch Lehmann, Neumann, R. Kolkwitz u. a.
2) Z. B. W. Migula; A. Fischer; H. Molisch.
3) Vgl. Ellis, D., B. C. II, 1904, Bd. 11, S. 241.

recht natürliche Gruppe vor.[1]) Einzelbeispiele, durch welche die von uns gewählte Bezeichnung begründet werden soll, folgen weiter unten.

Die meisten Vertreter der Gattung *Bacillus* sind beweglich und zwar lateral begeißelt. Als polar begeißelter Sporenbildner ist mir nur *B. thermophilus Vranjensis* bekannt (Kap. IX), unbeweglich ist *Bac. anthracis, carotarum* u. a.

Auch *Bacterium* umfaßt sowohl bewegliche wie unbewegliche Formen. Die ersteren sind in der überwiegenden Zahl der Fälle gleichfalls lateral begeißelt; einige auch polar, und zwar entweder durch eine Geißel oder durch ein Geißelbüschel. Die polar begeißelten Formen trennt man wohl auch als *Pseudomonas* von Bakterium ab. So kommen wir denn zu folgender Übersicht:

Bacillaceae.

1. Sporen vorhanden, Zellen beweglich oder unbeweglich: *Bacillus.*
2. Sporen fehlen.
   a) Zellen unbeweglich oder lateral begeißelt: *Bacterium.*
   b) Zellen polar begeißelt: *Pseudomonas.*

Dazu ist noch zu bemerken, daß man, falls man will, die begeißelten Bacilli in die Gattung Planobacillus stellen, die lateral begeißelten Bacteria als Planobacterium zusammenfassen könnte.

Einige Beispiele:

Viele Vertreter der Gattung *Bacillus* sind im Boden gefunden worden, wegen der Resistenz ihrer Sporen sind sie begreiflicherweise vielfach auch ungebetene Gäste in Kulturen, neuerdings sind sie in morphologischer und physiologischer Beziehung außerordentlich genau durchgearbeitet worden. *Bacillus subtilis, carotarum, cohaerens, tumescens, asterosporus, Ellenbachensis, amylobacter,* u. v. a. m. Als Krankheitserreger der *Bac. alvei,* ein Erreger der Bienenfaulbrut, der *Bac. anthracis,* der Milzbranderreger, letzterer von den meisten obigen durch Mangel an Beweglichkeit unterschieden und dadurch mit Recht berühmt, daß an ihm zum erstenmal in mustergiltiger Weise der ganze Entwicklungsgang eines Spaltpilzes untersucht und der Nachweis geführt wurde, daß durch Einimpfen von Reinkulturen die Krankheit erzeugt werden kann.

Bacterium umfaßt ebenfalls sehr viele und wichtige Arten, *Bact. vulgare* ist eins der häufigsten Fäulnisbakterien, *Bact. coli* eine überall gemeine, auch im Darm vorhandene und danach benannte Form. Diesem sehr ähnlich ist *Bact. typhi.* Ein bekanntes Kurzstäbchen ist *Bact. prodigiosum,* der Erreger der „blutenden Hostie" usw.

Als Vertreter der Gattung *Pseudomonas* wäre zu nennen: *P. pyo-*

1) Vgl. auch Jensen, O., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 306.

cyanea, ein im Wasser, ferner am Körper, in Wunden vorkommender monotricher Spaltpilz, der durch die von ihm gebildeten Farbstoffe den Eiter blau färbt. Ferner *P. termo.* „*Bact. termo*" spielt besonders in der älteren Bakterienliteratur eine große Rolle; es war Versuchsobjekt bei vielen klassischen Studien, zumal solchen physiologischer Art. Es ist heutigen Tages nicht immer sicher festzustellen, welche Art man damals, als die Artumgrenzung noch weniger genau wie jetzt vorgenommen werden konnte, mit diesem Namen benannte. Vielfach ist man der Ansicht, das alte „*Bact. termo*" sei das heutige *Bact. vulgare*, das wir soeben nannten. Das kann aber nicht allgemein zutreffen, da angegeben wird, daß das „*Bact. termo*" eine lophotrich begeißelte Form (*Pseudomonas*) sei, nicht lateral, wie *Bact. vulgare*.

Wir haben früher schon gehört, daß die regelmäßige Stabform der hierher gehörigen Spaltpilzzellen nicht selten abgeändert wird, daß z. B. vor der Sporenbildung spindel- oder trommelschlegelförmige Zellen gebildet werden. Auch über deren Benennung als *Clostridium*, *Paraclostr* usw. sind die Ausführungen auf S. 168 zu vergleichen. Außerdem kommt es nicht selten vor, daß infolge bestimmter Einwirkungen der Nährstoffe, der Stoffwechselprodukte, abnorm gebildete Zellen vorkommen; man kann hier ganz allgemein von teratologischen Wuchsformen sprechen; will man andeuten, daß mit diesen Formveränderungen auch eine Schwächung, Degeneration, verbunden ist, so redet man seit langer Zeit von Involutionsformen. Es handelt sich dabei um eigenartige Aufblähungen, Verzweigungen, Aussackungen der Zellen (vgl. d. folg. Kap.).

Auch sonst gibt es Abweichungen von der regulären Stabform innerhalb der Familie der Bacillaceae. Krummstäbe und „sensenförmige" Zellen (vgl. bei Schwefelbakterien) treten auf; *Bac. binucleatus*, den wir bei Besprechung der Zellkernfrage kennen lernten, ist auch ein gekrümmter Bazillus.

3. *Spirillaceae.*

Die Form der Zellen ist die einer links gewundenen Schraube[1]) (über „links" und „rechts" vgl. Abb. 39 und Anmerkung auf S. 149). Stellen die Zellen kurz vor der Zellteilung einen vollen Schraubenumlauf vor, so rechnet man sie zur Gattung *Spirillum*, deren Angehörige mit einem lophotrichen Geißelschopf als Bewegungsorgan versehen sind. Handelt es sich um Zellen, die nur einen halben Schraubenumlauf beschreiben, so zieht man sie in die Gattung *Vibrio*, die mit einer endständigen, ziemlich derben Geißel ausgerüstet ist. Eine

1) Nach Kolkwitz ist *Spir. undula* rechts gewunden.

wenig bekannte unbewegliche Art wird als *Spirosoma* bezeichnet. Ob Sporen bei einigen Spirillaceen vorkommen, erscheint zum allermindesten zweifelhaft.

Wir haben eben, wie es auch sonst meistens geschieht, die Gattung *Spirillum* und *Vibrio* auf Grund der Länge ihrer schraubigen Zellen unterschieden. Nach dem, was wir schon früher gehört haben (S. 163), ist diese Scheidung keine ganz scharfe, weil z. B. *Spirillum* auch in Form sehr kurzer Zellen auftreten kann. Darum wird von anderer Seite, wohl mit Recht, der Unterschied nur auf die Begeißelung gegründet, die wir soeben gleichfalls erwähnt haben. In Praxi kommt das ungefähr, allerdings nicht ganz und gar, auf dasselbe hinaus. Die Gattungen *Vibrio* und *Spirillum* zu vereinigen, wie es wohl auch geschah, ist deshalb nicht gut, weil eben, soweit wir heutigen Tages wissen, die Art der Begeißelung stets eine deutliche Unterscheidung erlaubt.

Abb. 60.
Spirillen (Vergr. 1500) und Vibrionen (Vergr. 2250) in natürlicher Form (oben) und am Deckglas angetrocknet (darunter).
Nach Alfr. Fischer.

Vibrionen werden auch als „Kommabazillen" bezeichnet, weil sie, am Deckglas angetrocknet und untersucht, tatsächlich kommaähnlich aussehen. Im lebenden Zustand findet aber bei Schraubenbakterien die Krümmung nie in einer Ebene statt (vgl. Abb. 60).

Als Beispiele nennen wir:

Spirillum tenue, undula, volutans, im Sumpfwasser, Brackwasser usw. nicht selten. Das letztgenannte sehr große Spirillum haben wir, weil es häufig Objekt morphologischer Studien gewesen ist, schon genau kennen gelernt. Mit ihm ist wohl *Sp. colossus* identisch.

Vibrio cholerae, der „Kommabazillus", Erreger der asiatischen Cholera; viele, diesem in morphologischer Hinsicht sehr ähnliche, aber harmlose Arten. *Vibrio albensis,* ein leuchtender Spaltpilz aus Flußwasser.

Über die eigenartige schraubig gekrümmte Eisenbakterie *Gallionella* vgl. weiter unten bei Eisenbakterien (im Kap. XVI). — Daß die Gattung *Spirochaete* auch heute noch — fälschlich — vielfach zu den Schraubenbakterien gerechnet wird, haben wir oben bereits erwähnt. Es sei auf die dortigen Ausführungen zurückverwiesen (S. 152).

Als eine Parallelgruppe zu den drei ebengenannten Familien der Haplobakterien sind nun zu betrachten die

4. *Rhodobacteriaceae.*

Die Purpurbakterien sind ausgezeichnet durch den Besitz zweier Farbstoffe, des Bakteriopurpurins und Bakteriochlorins, die, miteinander gemischt, dem gesamten Protoplasma eine meist purpurne Färbung verleihen. Da im übrigen die Zellen der Purpurbakterien teils kugelig, teils stäbchenförmig, teils schraubig sind, könnten wir diese Familie auch aufteilen und ihre Vertreter in den drei ebengenannten Familien unterbringen, doch empfiehlt es sich, der Übersichtlichkeit halber sie gesondert hinzustellen.

Es sei hier noch erwähnt, daß man neuerdings *Spirillum volutans* mit einem etwa ebenso großen und gleichgeformten Purpurspirillum genau verglichen hat. Auch abgesehen von dem Farbstoffgehalt, haben sich noch Unterscheidungsmerkmale rücksichtlich der Reservestoffe, der Begeißelung, des Verhaltens bei der Plasmolyse ergeben.[1]) Farblose, sonst den Purpurbakterien ähnliche Arten sind also nicht schlechthin als farbstofffreie Parallelformen zu jenen zu betrachten.

Man kann die Purpurbakterien in zwei Unterfamilien einteilen, die *Thiorhodobacteriaceae*, welche die Fähigkeit haben, Schwefel in Tröpfchenform in ihren Zellen abzuscheiden, und die *Athiorhodobacteriaceae*, bei denen das nicht der Fall ist. Des weiteren werden sie eingeteilt, je nachdem die Zellen solitär leben oder zu Kolonien vereint sind, ferner nach ihrer Form, Beweglichkeit, Teilungsrichtung der Zellen usw. Wir kommen darauf später bei Behandlung der Biologie dieser merkwürdigen Gruppe noch zurück (Kap. XVI). Sporen vermißt man bei den Purpurbakterien.

Wir kommen zur Besprechung der

5. *Mycobacteriaceae*[2]),

zu deutsch: Pilzbakterien. Wie oben gesagt, kommen bei stäbchenförmigen Bakterien nicht selten Abweichungen von der gewöhnlichen Form vor, unregelmäßige Aufblähungen, Verzweigungen und ähnliche Dinge, die man zum großen Teil mit Recht als Bildungsabweichungen betrachtet. In andern Fällen aber kommt man mehr und mehr davon ab, solche eigenartige Formen lediglich als Abweichungen von der Norm anzusehen, betrachtet sie vielmehr als typisch für die betreffende Art.

Dies gilt vor allem für den „Tuberkelbazillus“. Dieser tritt auf in

1) Vahle, E., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 78.
2) Miehe, H., Zeitschr. f. Hyg., 1908, Bd. 62, S. 131.

Form von Stäbchen (weshalb er früher zu den *Bacillaceae* gerechnet wurde); diese Stäbchen sind aber unregelmäßig geformt, mit „welligen Umrissen" versehen, häufig etwas gekrümmt und einseitig verdickt, so daß die Längsseiten der Zellen keine geraden Linien darstellen; zumal sind auch echte sprossende Verzweigungen nicht selten. Auch Entwicklung in Form von Zellfäden ist häufig, und besonders kennzeichnend ist, wie man neuerdings durch sorgfältige Beobachtung der lebenden Zelle während der Teilung gefunden hat, daß die Zellen nach der Teilung nicht in gerader Verlängerung liegen bleiben, vielmehr etwas seitlich auswachsen, so daß sie seitlich aneinander vorbeigleiten. So kommt die eigentümliche bündelartige Lagerung der Zellen des Tuberkelerregers zuwege, die dem Mediziner seit langer Zeit nur allzu bekannt ist (Abb. 61).

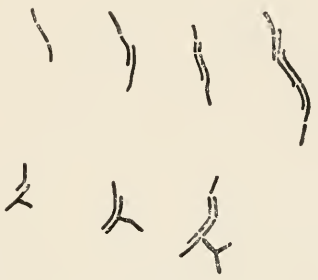


Abb. 61.
Mycobacterium tuberculosis.
Oben: Vier in Intervallen von 24 Stunden nach dem Leben gezeichnete Stadien der Koloniebildung.
(Vergr. 760.)
Unten: Verzweigung; Intervalle von 24 Stunden.
(Vergr. 760.)

Aus allen diesen Gründen rechnet man den Tuberkelerreger und dessen Verwandte nicht zu den echten, sondern zu den Mykobakterien, d. h. Formen, die einerseits mit den typischen Bakterien viel Ähnlichkeit haben, andrerseits aber derart von ihnen abweichen, daß sie zu den höheren Pilzen mit echter, fädiger Myzelentwicklung hinneigen.

Hierher gehört also vor allem *Mycobacterium tuberculosis*, ferner einige ihm sehr nahe stehende Arten, z. B. das auf dem Timotheegras und andern Gräsern häufige *M. phlei*. Diese Formen haben mit dem ersteren auch die Säurefestigkeit gemein (S. 112). Ferner ist der Erreger der Diphtherie hierher oder doch in die nähere Verwandtschaft zu rechnen, und neuerdings hat man ausgeführt, daß vielleicht auch die Bakterien der Knöllchen der Hülsenfrüchtler, die nach anderer Auffassung echte Bakterien mit Neigung zur Involution (S. 194) sind, möglicherweise hierher gestellt zu werden verdienen.

Die Erkenntnis, daß der Tuberkelbazillus und seine Verwandten von den Stäbchenbakterien abzutrennen sind, hat sich wohl jetzt allgemein Bahn gebrochen. Hier müssen wir aber noch betonen, daß die Forscher[1]), welche das große Verdienst haben, diese Trennung zuerst scharf durchgeführt und den Namen *Mycobacterium* eingeführt zu haben,

1) Lehmann und Neumann, Atlas. Text, S. 151.

diese Gattung nicht, wie wir es hier im Anschluß an Forschungen der neuesten Zeit getan haben, in eine besondere Familie der *Mycobacteriaceae* stellen, sondern vereinigen mit der Pilzfamilie der Strahlenpilze oder *Actinomycetaceae*.

Zu diesen gehört neben vielen harmlosen Formen auch der gefürchtete Erreger der Strahlenpilzerkrankung, ferner die teilweise sehr gemeinen Angehörigen der Gattung *Streptothrix*, die im Erdboden z. B. in der Nähe von Wurzeln höherer Pflanzen häufig vorkommen, teilweise

Abb. 62.

Actinomyces thermophilus.

a Junges Myzel aus Heudekokt. Vergr. 350. *b* Lufthyphen mit seitl. sitzenden Konidien. Vergr. 800. Nach Miehe.

auch dadurch Interesse erwecken, daß sie an recht hohe Temperaturen angepaßt sind, auch den Bakteriologen auf ihren Platten häufig in Kolonieform begegnen. Diese Aktinomyzeten haben im Gegensatz zu den Mykobakterien als Körper ein richtiges, verzweigtes Fadensystem, das bei jenen erst angedeutet ist, und schnüren außerdem runde Zellen als Konidien ab, was wir gleichfalls beim Tuberkelbazillus vermißten. So sind sie denn, im Gegensatz zu den Bakterien, die untergetaucht leben, echte Landpflanzen, deren Verbreitungsorgane nicht unter Wasser gebildet werden; ihre eben genannten Kolonien sehen aus wie „kreidige Auflagerungen", da die Konidien tragenden Äste aus der Gallerte heraus in die Luft ragen. Von dem Myzel höherer Pilze unterscheidet sich das der Aktinomyzeten wesentlich nur durch seine ge-

ringere Derbheit, ferner auch durch sein sparriges Aussehen, welches dadurch bedingt ist, daß die Seitenäste unter rechtem Winkel von den jeweiligen Hauptästen abgehen (Abb. 62).

So können wir denn bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse eine Reihe konstruieren, die von echten, höheren Myzelpilzen über die Aktinomyzeten und Mykobakterien führt zu echten Bakterien; eine Reihe, die wie alle andern derartigen Reihen nur mit allem Vorbehalt aufgestellt werden kann. Wir kommen später, wenn wir die Phylogenie der Bakterien behandeln, darauf zurück; hier nur noch die Bemerkung, daß ungewiß bleibt, ob wir uns diese Reihe als aufsteigend oder als absteigend zu denken haben; mit andern Worten, ob Aktinomyzeten und Mykobakterien als reduzierte Pilze, oder umgekehrt als Ahnen der höheren Pilze anzusehen sind.

Als Anhang an die Haplobakterien haben wir sodann die

6. *Myxobacteriaceae*,

die Schleimbakterien, zu nennen (Abb. 63). Wir sind denselben im Lauf unserer bisherigen Darstellung schon häufiger begegnet, müssen aber hier zunächst ihren Entwicklungsgang im Zusammenhang schildern, da sich später dazu keine Gelegenheit mehr bieten wird. Man[1]) unterscheidet zwei Perioden in ihrer Entwicklung, eine vegetative und eine fruktifikative.

In der ersten vermehren sie sich durch Teilung und stellen einen „Bakterienschwarm" vor, d. h. die Stäbchen kriechen umher, sondern Schleim ab und bilden dergestalt eine Zooglöa. Beim Übergang zur Fruktifikation häufen sich die Zellen dann an bestimmten Punkten innerhalb des Schwarms an. Bei *Myxococcus* werden nun die Stäbchen zu runden Zellen, Arthrosporen, die als ein häufig intensiv gefärbtes Häufchen liegen bleiben, um gelegentlich vom Wind verbreitet zu werden. Solche Arthrosporen können zu mehreren kettenförmig aneinander gereiht sein. Bei der Gattung *Chondromyces* und *Polyangium* sind die Sporen nicht kugelig, sondern nur etwas kürzer als die vegetativen Zustände. Eine Anzahl solcher verkürzter Stäbchen umgibt sich nun bei diesen beiden Gattungen mit einer gemeinsamen Membran, bildet eine Zyste, die kugelig, eiförmig, zugespitzt, auch gefingert sein kann. Diese Zysten sind entweder ungestielt, oder aber sie werden in Ein-

1) Thaxter, R., Bot. Gaz., 1892, Bd. 17, S. 389; 1897, Bd. 23, S. 315; 1904, Bd. 37, S. 405.

2) Quehl, A., B. C. 2, 1906, Bd. 16, S. 9.

Abb. 63.

Habitusbilder von Myxobakterien.

1. *Myxococcus digitatus* (80). 2. *Polyangium sorediatum* (100). 3. Einzelne Cysten von *P. sorediatum* (400). 4. *Chondromyces erectus* (66). 5. *Polyangium primigenium* (26). 6. *Chondromyces lichenicola*. 7. *Ch. serpens* (26). 8. *Polyangium fuscum* (52). 9. *Myxococcus clavatus* (33). 10. *Chondromyces crocatus* (115). 11. Einzelne Cysten von *Chondromyces crocatus* (170). 12. *Ch. gracilipes* (200). 13. *Ch. apiculatus* (130). 14. Junge Cyste von *Ch. ap.* (130). 15. Anomaler Fruchtkörper von *Ch. ap.* (130). 16. *Polyangium fuscum* auf Kaninchenmist (10).

Nach A. Quehl.

oder Mehrzahl an der Spitze eines Zystenträgers, „Zystophors", ausgebildet. Dieser kann sich auch verzweigen und dann die Zysten in Ein- oder Mehrzahl auf den Zweigenden tragen. Man hat sehr anschaulich von „Bakterienbäumen" gesprochen. Schließlich werden die reifen Zysten, sei es, daß sie frei auf dem Substrat liegen, sei es, daß sie gestielt sind, vom Wind verweht; schließlich platzt die Zystenmembran, und die Sporen werden frei, können auskeimen und wieder zur Schwarmbildung übergehen. Bei *Polyangium* wie bei *Chondromyces* zeigt also die Fruktifikation eine weit höhere Entwicklung als bei *Myxococcus*. — Das Zystophor ist eigenartig gebaut, denn vielfach werden Fremdkörper, Strohhalme, Fäden anderer Pilze zu seinem Aufbau mit verwendet. Nach den Angaben der einen Forscher[1]) besteht es aus Schleim, der außen verhärtet, sich dabei in Längsstreifen legt und so eine feste Außenwand des Zystophors vorstellt, die oben einfach in die Zystenmembran übergeht (so bei *Chondromyces apiculatus* und *aurantiacus*), nach einer neueren Angabe[2]), die sich auf *Ch. crocatus* bezieht, besteht das Zystophor aus sehr dicht gelagerten Stäbchen ohne schleimige oder sonstige Zwischensubstanz.[3])

Die systematische Stellung der Schleimbakterien ist durchaus kontrovers. Nachdem in dieser Beziehung früher vielfach die abenteuerlichsten Meinungen verbreitet waren, kristallisieren allmählich zwei Ansichten heraus. Die einen Forscher[4]) wollen sie den Bakterien möglichst annähern, und dieser Meinung folgend, haben auch wir sie hier etwas genauer besprochen, ohne zu verkennen, daß Unterschiede vorhanden sind, auf die wir schon aufmerksam gemacht haben, zumal der Mangel einer echten Zellhaut, die kriechende Bewegung, die Flexilität der Zellen, die Zellteilungsweise; die innere Zellenorganisation ist weder

1) Quehl, B. C. 1906, Bd. 16, S. 9.

2) Vahle, E., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 78.

3) Jahn, E., Kryptogamenflora der Prov. Brandenburg, 1911, Myxobacteriales, führt aus, daß auch die *Zystophore* von *Ch. crocatus* aus Schleim bestehen. — Jahn gibt folgende Übersicht der Gattungen:

A) Stäbchen verwandeln sich durch Verkürzung in echte, kugelförmige Sporen. Aus ihrer Anhäufung bestehen die Fruchtkörper, die im allgemeinen nur in einen mehr oder weniger erhärtenden Schleim von bisweilen charakteristischer Form eingebettet sind: 1. *Myxococcus*.

B) Stäbchen verkürzen sich, ohne sich vollständig abzurunden. Sie werden in echte Zysten von bestimmter Form und Größe eingebettet.

1. Zysten liegen frei, einzeln oder nebeneinander in Rosetten, oder sitzen zu mehreren auf einem gemeinsamen Träger: 2. *Chondromyces*.

2. Zysten nochmals von einer gemeinschaftlichen Hülle umgeben: 3. *Polyangium*.

4) Thaxter, R., a. a. O., und Baur, E., Arch. f. Prot.-Kunde, 1904, Bd 5, S. 92.

bei den echten noch bei den Schleimbakterien hinreichend erforscht, um sie für systematische Zwecke durchschlagend verwerten zu können. Die andern Forscher wollen sie den Schleimpilzen, Myxomyzeten im weitesten Sinn beigesellen oder doch annähern, u. zw. den *Acrasieae*.[1]) Diese Meinung hat mit der Schwierigkeit[2]) zu kämpfen, daß bei den Acrasieen die Zellen in amöboider Form auftreten, nicht als Stäbchen. So könnte man sie denn höchstens als besondere Reihe der Schleimpilze an deren Anfang stellen, unter Berücksichtigung der Tatsache, daß auch die sonst zu diesen gestellten Reihen nicht unerheblich in ihrer Organisation differieren. Ein abschließendes Urteil ist also heutigen Tages beim besten Willen in dieser Frage nicht zu fällen.[3])

Myxobakterien erscheinen auf Mist, der einige Zeit im Freien gelegen hat und den man dann am besten bei einer Temperatur von 30—35° hält. Sie sind offenbar weit verbreitet und in Europa, Amerika, Asien (z. B. Java)[4]), Afrika und Australien nachgewiesen worden.

7. *Desmobacteriaceae.*

Zellfäden, die umscheidet sind; von den Fäden können sich Einzelzellen oder auch Fadenstücke, die unbeweglich oder begeißelt sind, loslösen und so der Verbreitung dienen; dauernd untergetauchte Wasserpflanzen.

Abb. 64.
Leptothrix sp.
(Vergr 100.)
Nach Migula.

Wir haben zuerst einige unverzweigte Formen:

Leptothrix (auch *Chlamydothrix* genannt). Fadenbakterien, die entweder keinen Gegensatz zwischen Basis und Spitze zeigen oder auch einseitig festgewachsen sein können; Zellen stäbchenförmig, Fäden unverzweigt oder doch nur ganz ausnahmsweise „falsch" verzweigt. Fortpflanzung durch Zellen, die sich ablösen; auch der ganze Faden kann in ein- oder mehrzellige Fragmente zerfallen. Die Zellen, die sich aus dem Fadenverband lösen, sind entweder unbeweglich oder beweglich; Anheftungsweise der Geißeln unbekannt; auf Geißeln als Bewegungsorgane kann man aber sicher schließen durch die Art und Weise

1) Vahle, C., B. C. 2, 1909, Bd. 25, S. 178.

2) Thaxter, R., a. a. O.

3) Jahn (a. a. O.) macht gegen den Anschluß der Myxobakterien an die Acrasieen geltend, daß letztere nur während ihrer fruktifikativen Periode koloniebildend auftreten und nicht, wie die Myxobakterien, auch in der vegetativen.

4) Solms, H., Bot. Ztg. 1905, II. Abt.

der Bewegung. Z. B. *Leptothrix ochracea*, Scheide häufig mit Eisenoxydhydrat inkrustiert. Näheres bei Eisenbakterien (Abb. 64).

Crenothrix (Abb. 57 a. S. 180). Fäden unverzweigt, festgewachsen, d. h. Gegensatz zwischen Basis und Spitze vorhanden. Zellen stäbchen- oder flachscheibenförmig. Fortpflanzung derart, daß sich die Zellen an der Fadenspitze innerhalb der Scheide bei dünnen Fäden nur quer, bei dickeren längs und quer teilen und so zu Konidien von rundlicher Gestalt und verschiedener Größe werden, die ohne Eigenbewegung vom Wasser verbreitet werden. *Crenothrix polyspora*, Brunnenfaden, gleicherweise ein Eisenbakterium.

Phragmidiothrix (Abb. 65). Von Crenothrix dadurch unterschieden, daß die Längs- und Querteilung der Zellen, die dort zur Konidienbildung führt, hier auch stattfindet, ohne daß sich die Zellen sofort aus dem Fadenverband trennen. *Phr. multiseptata*. Besonders interessante Gattung aus dem Meerwasser, die aber noch genaueren Studiums bedarf (vgl. S. 162).

Abb. 65. *Phragmidiothrix multiseptata.* Nach Migula.

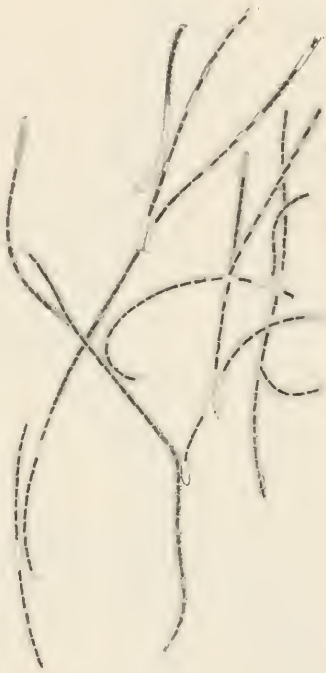


Abb. 66. *Cladothrix dichotoma.* die falsche Verzweigung und die Scheiden zeigend. (Vergr. ca. 260.) Nach Molisch.

Verzweigt sind folgende Gattungen:

Cladothrix (Abb. 66). Festgewachsene Fäden mit gleitender Verzweigung. Zellen stäbchenförmig. Lophotriche Schwärmer von gleicher Gestalt wie andere Fadenzellen, vielleicht z. T. auch von Kugelgestalt, durch Verschleimung der Scheide oder durch Auswanderung frei werdend. Daneben wird auch Vermehrung durch unbewegliche Zellen angegeben. *Cl. dichotoma* und *natans*. Letztere von ersterer u. a. durch die nachgiebigere Scheide ausgezeichnet, die aneinander vorbeigleitenden Fäden durchstoßen oft nicht die Scheide, sondern bleiben zu mehreren nebeneinander in einer Scheide liegen.[1])

1) Vgl. u. a. Rullmann in Lafars Hdb. Bd. 3, S. 202. S. auch Kap. XVIII.

Clonothrix (Abb. 67). Wie *Cladothrix*, aber die Fäden nach der Spitze zu dünner werdend. „Vermehrung durch kleine, unbewegliche Konidien von Kugelform, die durch Längsteilung aus scheibenförmigen vegetativen Zellen hervorgehen und einzeln aus den Spitzen hervortreten.“ [1]) Eisenbakterium, im Gegensatz zur vorigen Gattung.

Abb. 67.
Clonothrix fusca.
Im Faden links oben beginnende Konidienbildung.
(Vergr. ca. 580.) Nach Molisch.

Als Anhang an die Desmobakterien behandeln wir nun noch einige fädige Formen, die abweichend gebaut sind und zu den Schwefelbakterien gerechnet werden. Ihre Zellen führen also unter bestimmten Lebensbedingungen Schwefeltröpfchen (näh. i. Kap. XVI).

Zuerst die Gattung *Thiothrix* (Abb. 40 a. S. 151). Unverzweigte mit zarter Scheide versehene Zellfäden, aus stäbchenförmigen Zellen gebildet, die mit knieförmig gebogener Basis festsitzen. Zellen oder Zellfäden, sog. „Hormogonien“ lösen sich ab und kriechen davon. Diese Gattung würde man zu den Desmobakterien stellen und wohl mit *Leptothrix* (*Chlamydothrix*) vereinen, wenn nicht das Kriechvermögen der Zellen und Fäden auf eine ganz andere Organisation schließen ließe. *Thiothrix nivea* u. a. (näheres im Kap. XVI).

1) Molisch, H., Eisenbakterien. Jena 1910.

Beggiatoa (Abb. 68). Fäden, deren Zellen zwar fest verbunden sind, aber nicht durch eine Scheide, sondern durch ein dünnes, gemeinsames Außenhäutchen, der Cuticula, welche die Außenwand der Zellgewebe höherer Pflanzen überzieht, vergleichbar. Fäden frei beweglich, kriechend. Hierher viele dickere und dünnere Arten: *B. minima* von geringem, *alba* von mittlerem, *arachnoidea* von größerem, und endlich *mirabilis* von auffallend großem Durchmesser der stäbchen- oder scheibenförmigen Zellen. Keine Konidien; die Fäden zerbrechen in die einzelnen Zellen oder in Fadenstücke.

Nahe verwandt mit *Beggiatoa* und von ihr eigentlich nur durch Einzelligkeit unterschieden ist *Thiophysa* (müßte also konsequenterweise im Anschluß an die Haplobakterien abgehandelt werden). Zellen ganz denen von *Beggiatoa* gleichend, zeigen freie Ortsbewegung, indem sie sich vorwärts wälzen. Näheres über den Zellenbau von *Beggiatoa* und *Thiophysa* auf S. 125, über die Bewegung auf S. 150. Dort finden sich auch Angaben über die Gattung *Hillhousia*, die mit *Thiophysa* vielleicht verwandt ist. Ihre Entdecker bilden zwar geißelartige Organe ab, doch könnte es sich, nach der Abbildung zu schließen, auch um festgeheftete Fremdkörper handeln. Nähere Untersuchungen sind erwünscht.[1])

Abb. 68.
Beggiatoa mirabilis.
(Vergr. 260.) Nach A. Engler.

* * *

1) West and Griffiths, Proc. royal soc. 1901, Vol. 81, S. 549.

Wir haben noch einige Worte zu sagen über anderweitige Bakteriensysteme und Bakterienbenennungen, welche nicht auf morphologische, sondern auf physiologische Merkmale gegründet sind.

Während die systematische Einteilung höherer Pflanzen das Prinzip hat, sich auf die Körpergestalt und nicht auf die Lebensleistungen zu stützen, hat man in der Bakteriologie dies Prinzip schon vielfach durchbrochen. Das ist auch durchaus begreiflich. Schon oben haben wir gesagt, daß bei höher entwickelten Pflanzen der komplizierte Körperbau meistens hinreichend viele Merkmale zur Beschreibung und Klassifizierung abgibt. Bei den Bakterien wird das vielleicht in späteren Zeiten auch einmal der Fall sein, so lange können wir aber mit ihrer Systematisierung nicht warten, und so bleibt denn tatsächlich in vielen Fällen nichts anderes übrig, als auch physiologische Merkmale mit heranzuziehen zur Charakterisierung einer Art, z. B. Wachstumsschnelligkeit, Temperaturansprüche usw. Wir kommen auf alle diese Fragen in den nächsten Kapiteln noch zurück. Es gilt das heutigen Tages fast noch in gleichem Maße wie in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts, als ein hervorragender Botaniker[1]) vorschlug, die Kugelbakterien einzuteilen in 1. chromogene, farbstoffbildende, 2. zymogene, Gärung bewirkende und endlich 3. pathogene, krankheitserregende Formen. Die Bakterien sind eben mit Rücksicht auf ihre chemischen Leistungen viel weitgehender differenziert als höhere Pflanzen. Zwar können wir auch bei diesen Gruppen absondern, die durch besondere chemische Tätigkeit gekennzeichnet sind, z. B. insektenfressende Gewächse usw.; aber eine derartige Mannigfaltigkeit der chemischen Leistungen, wie wir sie im Reich der Bakterien antreffen, fehlt in jeder andern Gruppe von Lebewesen. So macht sich denn das Bestreben geltend, die physiologisch-chemischen Leistungen, da sie sich ganz von selbst in den Vordergrund drängen, in der Bakteriensystematik mit zu berücksichtigen. Ist es doch in vielen Fällen bei dem heutigen Stand der Kenntnisse häufig schlechterdings unmöglich, Bakterienarten voneinander zu unterscheiden, wenn man nicht auch ihre physiologischen Leistungen studiert.

Die Notwendigkeit oder doch Zweckmäßigkeit, den Stoffwechsel zu systematischen Zwecken, wenn man so will, zu mißbrauchen, macht sich nun auch häufig in der Benennung von Gattungen geltend. Wir erinnern an den Namen *Azotobacter*, d. h. Stickstoffbakterium, welcher andeutet, daß diese Form den freien Stickstoff bindet. Ein anderer Spaltpilz, welcher eigentlich *Pseudomonas* heißen sollte, wird *Nitrosomonas* genannt, um daran zu erinnern, daß er das Ammoniak zu

1) Cohn, Ferdinand, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 1872, Bd. 1, S. 127.

salpetriger Säure, acidum nitrosum, verbrennt. Ein Stäbchen, welches diese Säure zu Salpetersäure, acidum nitricum, weiterverbrennt, heißt *Nitrobacter*. Spaltpilze, welche die Fähigkeit haben, zu leuchten, werden vielfach als *Photobacterium* bezeichnet; solche, die den Harnstoff verseifen, Urobakterien. Ein vor kurzem aufgefundenes Eisenbakterium heißt *Siderocapsa* usw.

Kein Zweifel, daß das vom Standpunkt des Systematikers, der in der Gruppierung höherer Pflanzen geschult ist, unzulässig ist, wenigstens solange es nicht gelungen ist, auch in der Organisation der genannten Formen Abweichungen von einem gewöhnlichen *Micrococcus* oder *Bacterium* nachzuweisen. Immerhin wird man doch beim jetzigen Stand der Sache dies Vorgehen, wenn es nicht übertrieben wird, billigen dürfen, um so mehr, als es in sehr erwünschter Weise mit dem Namen einen Begriff zu verbinden erlaubt. Wenn man z. B. von *Pseudomonas europaea* spricht, so wird selbst ein gewiegter Bakteriologe darüber nachdenken müssen, was das für eine Art sei. Sagt man aber dafür *Nitrosomonas europaea*, so wird ein Biologe auch dann, wenn er bakteriologischen Fragen nicht allzu nahe steht, doch gleich an die wichtige Funktion dieser Art erinnert, er kann also mit dem Namen „etwas anfangen"; oder aber: *Photobacterium javanense* und *Nitrosomonas javanensis* deuten schon durch ihren Gattungsnamen an, was sie leisten. Nennt man sie aber nach neuerem Vorschlag *Pseudomonas javanica* und *Pseudomonas javanensis*, so wird das eine Quelle steter Mißverständnisse.

Nach dem Gesagten wird es nicht wundernehmen, zu hören, daß man[1]) neuerdings auch konsequenterweise versucht hat, ein Bakteriensystem möglichst vollkommen auf physiologischen Merkmalen aufzubauen und soweit als möglich physiologische Benennungen zu schaffen. Man will die ganzen Spaltpilze zwar zunächst auf Grund ihrer Begeißelung, also eines morphologischen Merkmals, in *Cephalotrichinae* und *Peritrichinae* einteilen; dann aber in die Familien der *Oxydobacteriaceae*, *Reducibacteriaceae*, *Acidobacteriaceae*, *Alcalibacteriaceae* usw. Wie der Mineraloge, so hat man gesagt, seine Gesteine nicht auf Grund ihrer Form, sondern auf Grund ihrer chemischen Zusammensetzung klassifiziert, so soll auch der Bakteriologe versuchen, die Spaltpilze nicht mit Rücksicht auf ihre Gestalt, sondern mit Rücksicht auf ihre chemischen Leistungen zu ordnen. Bei diesem Vergleich des Mineralogen mit dem Bakteriologen ist aber offenbar ein Mißverständnis untergelaufen, denn

1) Jensen, O., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 305; vgl. auch ders., ebenda, 1909, Bd. 24, S. 477. (Vorschlag, durch Zahlen, die hinter die Namen gesetzt werden, die physiologischen Leistungen zu kennzeichnen.) Harding, H., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 519.

chemische Zusammensetzung und chemisch-physiologische Leistung ist offenbar etwas ganz Verschiedenes. Wollte man versuchen, die Bakterien auf Grund des chemischen Aufbaues ihrer Zellen zu klassifizieren, so würde man natürlich am mangelhaften Stand unserer Kenntnisse scheitern. Wir können aber wohl sagen, daß, wenn es einmal gelingen sollte, ein solches System möglicherweise gar nicht so weit abweichen würde von dem auf Organisationsmerkmalen sich aufbauenden. Dürfen wir doch annehmen, daß bei den Organismen Stoff und Form einander wenigstens bis zu einem gewissen Grade entsprechen. So können wir uns denn mit jenen Bestrebungen nach physiologischer Umgruppierung und Umtaufung unter voller Anerkennung ihrer konsequenten Durchführung und ihrer Anregungskraft nicht einverstanden erklären.

Nach allen diesen Ausführungen muß es einleuchten, daß man auch dann, wenn es sich um „Übungen im Bakterienbestimmen" handelt, fast immer biologische Merkmale heranziehen muß, um sicher zu entscheiden, ob eine jeweils vorliegende Art schon beschrieben ist oder nicht. Nur in seltenen Fällen, etwa wenn eine *Beggiatoa* oder ein anderes charakteristisches Fadenbakterium, oder wenn beispielsweise *Azotobacter* vorliegt, kann man sich meistens auf die Beobachtung der Form allein beschränken; wenn aber die Zellgestalt keine sichern Anhaltspunkte gibt, muß man eine Reinkultur zu gewinnen suchen, die Leistungen des betreffenden Spaltpilzes studieren, fragen, ob er besondere charakteristische Funktionen auszuüben imstande ist, oder ob es sich um ein „banales Fäulnisbakterium" handelt, ob er Gelatine verflüssigt usw. Nehmen wir, um einen konkreten Fall noch etwas genauer zu verfolgen, an, es liege uns ein *Bacillus* zur Bestimmung vor, so würden wir[1]), abgesehen von andern morphologischen Eigenschaften, hauptsächlich Form und Größe der Zellen und Sporen ermitteln, auf die Qualität der Reservestoffe achten, untersuchen, ob die Zellen auf bestimmten Nährböden mehr oder weniger zur Fadenbildung neigen, feststellen, wie lange unter ganz bestimmten Bedingungen die Entwicklung von Spore zu Spore dauert, einen oder drei oder mehr Tage, prüfen, welche Veränderung der Nährboden erleidet, zumal ob und wie stark er angesäuert oder im Gegenteil alkalisch gemacht wird. Derartige Untersuchungen sind also, wie man sieht, nie übers Knie zu brechen. Und wenn gleichwohl manche Forscher sich darüber hinwegsetzen und auf Grund flüchtiger mikroskopischer Betrachtung Bakterien, die sie finden, entweder mit schon beschriebenen identifizieren oder auch für neue Arten erklären, so zeigt das entweder, daß sie eine Erfahrung auf diesem Gebiet be-

1) Neide, E., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 1.

sitzen, die gewöhnlichen Sterblichen fehlt, oder aber, daß ihnen das nötige Verantwortlichkeitsgefühl für die Richtigkeit ihrer Bestimmungen abgeht.

* * *

Anhangsweise wollen wir nun noch in aller Kürze auf einige Methoden hinweisen, die in erster Linie von Seiten der medizinischen Bakteriologie erprobt worden sind, um, abgesehen von der bloßen mikroskopischen Betrachtung der Gestalt, Bakterien zu diagnostizieren und die von dort aus in mehr oder minder großem Umfang Eingang in die Kreise botanischer Bakteriologen gefunden haben. Allbekannt ist zuerst das Tierexperiment, mit dessen Hilfe man die pathogenen Eigenschaften der Bakterien ermittelt, und auf welches hier nicht einzugehen ist. Ferner spielt auch in der medizinischen Literatur die Frage eine gewaltige Rolle, ob bestimmte Nährböden durch bestimmte Spaltpilze gesäuert werden oder nicht, z. B. behufs Unterscheidung des Typhuserregers, von anderen ähnlichen aber harmloseren Formen. Des weiteren kann man manchmal gefährliche Krankheitserreger von anderen, denen sie in der Gestalt gleichen, dadurch unterscheiden, daß jene im Innern von Eiterzellen vorkommen können, diese nur zwischen den Eiterzellen. Beachtenswert ist auch die sehr eigentümliche Tatsache, daß manche Arten (Pneumonie- u. a. Kokken) durch eine Lösung von Galle oder taurocholsaurem Natrium aufgelöst werden, andere nicht (S. 100). Auf anderweitige Lösungserscheinungen, z. B. die Tatsache, daß frisches Blutserum eines Organismus, der den Typhus überstanden hat, Typhusbakterien auflöst, oder wie man sagt, „bakteriolytisch“ wirkt, können wir nicht eingehen, verweisen vielmehr auf die medizinische Literatur. Desgleichen wegen der Erscheinung, daß manche Arten gewisse Stoffwechselprodukte, sog. Lysine, ausscheiden, welche bestimmte Stoffe oder Zellen lösen, z. B. Hämolysine, welche die roten Blutkörperchen auflösen, manche andere nicht.

Vielfach wird auch zur Charakterisierung einer Art die Frage untersucht, ob sie aus Eiweißstoffen Indol bildet, d. i. ein aromatisches Stoffwechselprodukt, welches leicht nachweisbar ist, da es bei Zusatz von salpetriger Säure sich rosa färbt. Neuere Untersuchungen belehren darüber, daß die Methode nicht eindeutig ist: statt ihrer läßt man Dimethylamidobenzaldehyd auf die Kulturen wirken; Bildung eines roten Farbstoffes zeigt Indol an. Vermittels dieser Reaktion zeigt sich, daß nicht jedes „*Bact. coli*“ Indol bildet, nicht z. B. manche aus Gras isolierte Stämme; beachtenswert ist es, daß die Stämme, welche Indolbildung zeigen, auch noch die Gegenwart eines weiteren Eiweißspaltpro-

duktes, das z. B. auch im Harn vorkommt, des Kreatinins, zu erkennen geben; ein anderes Spaltungsprodukt, das Tryptophan, durch violettrote Färbung bei Chloreinwirkung nachweisbar, ein Produkt, aus dem Indol entsteht, sammelt sich begreiflicherweise in solchen Kulturen an, welche keine Indolbildung aufweisen.[1]) Typhusbakterien bilden kein Indol, *Bacterium coli*, aus dem Darm oder Kot isoliert, aber viel Indol.[2]) Allerdings scheint es, daß die Befähigung zur Indolbildung schwankt; *B. agreste*, eine Form, die uns später noch (Kap. XIX) in der Flora des Ackerbodens begegnen wird, bildet Indol erst nach längerer Kulturdauer.[3])

Daß ferner in manchen Fällen der makroskopische Anblick von Kolonien auf gallertigen Nährböden oft charakteristisch ist, für die jeweils vorliegende Art, haben wir früher schon gehört und wollen hier noch ein Beispiel dafür aus der medizinischen Literatur anführen.[4]) Der Mediziner kennt verschiedene Formen der Fleischvergiftung, welche von Paratyphusbakterien bewirkt werden; die eine verläuft akut, die andere typhusähnlich. Die Erreger dieser beiden Erkrankungen sind nun dadurch zu unterscheiden, daß nur der Erreger der typhusähnlich verlaufenden Erkrankung, aus dem Menschen isoliert und auf Agar-Agar gezüchtet, sogen. „Schleimwallkolonien" bildet, wenn man ihn zuerst bei Bruttemperatur, sodann bei Zimmertemperatur züchtet. Es ist also für diese Form im Gegensatz zu der andern, welche akut verlaufende Erkrankung bewirkt, charakteristisch, daß sie bei Zimmertemperatur reichliche Schleimbildung zeigt. Die Fähigkeit zu dieser Schleimbildung kann übrigens verloren gehen, worauf wir im nächsten Kapitel noch zu sprechen kommen.

Wegen der Möglichkeit, Bakterien auf Grund ihres verschiedenen Verhaltens gegenüber der Gramschen Färbung und mit Hilfe der Untersuchung auf Säurefestigkeit zu unterscheiden, vgl. S. 112.

Wir wollen schließlich das von Medizinern vielgeübte Verfahren, mittels der „Agglutination" Bakterien zu unterscheiden, erläutern, indem wir sofort einen konkreten (nicht der medizinischen Bakteriologie entstammenden) Fall[5]) beschreiben, in welchem diese Methode zum Ziel führte: wir haben schon das im Ackerboden und an anderen Standorten häufige, in Zuckerfabriken u. a. durch Schleimbildung gefährlich

1) Burri, R. u. Andrejew, P., B. C. I. Or., 1910, Bd. 56, S. 217.
2) Böhme, A., B. C. I. Or., 1906, Bd. 40, S. 129.
3) Löhnis, F., B. C. I. Or., 1906, Bd. 40, S. 177.
4) Müller, Reiner, D. med. Wochschr., 1910, Bd. 36, S. 2387.
5) Maaßen, A., Arb. a. d. biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtsch. 1905, Bd. 5, S. 1.

werdende *Semiclostridium commune* kennen gelernt; es galt nun zu untersuchen, ob dasselbe identisch ist mit einigen andern Semiklostridien, *S. flavum, citreum* und *rubrum*, die aus Kuhmist oder Ackerboden isoliert waren und morphologisch dem erstgenannten glichen, nur in kultureller Beziehung etwas von ihm abwichen, und mit gewissen schon früher unter dem Namen: gallertbildende, peptonisierende Milchbakterien beschriebenen Formen verwandt erschienen. Zu diesem Behufe wurden die Zellen einer Reinkultur von *S. commune* in Kochsalzlösung aufgeschwemmt, die Aufschwemmung durch Watte filtriert und nun Kaninchen in die Venen injiziert. Das Serum von Tieren hat nun erfahrungsgemäß, auch in sehr starker Verdünnung (z. B. 1 : 3000) die Eigenschaft, Zellen derselben Art, die injiziert wurden, zu agglutinieren, d. h. zu bewirken, daß sich in ihm suspendierte Zellen aus einer Reinkultur der betr. Art zu Boden senken und da ein Häufchen bilden; Zellen anderer Arten werden im Gegensatz dazu nicht agglutiniert. In unserm Fall zeigte sich nun, daß durch das Serum Zellen „anderer Stämme" des *S. commune* gleichfalls agglutiniert werden, ferner einige Stämme der sog. peptonisierenden Milchbakterien; alle diese genannten sind hiernach zu einer Art zusammenzuziehen, während *S. flavum, citreum* und *rubrum*, sowie andere Stämme von Milchbakterien nicht agglutiniert wurden, also andere Arten vorstellen.

Diese Methode, mittels der Agglutination Artgleichheit bzw. Ungleichheit festzustellen, spielt zumal in medizinischen Kreisen eine große Rolle, ja, wenn wir den Äußerungen verdienter Forscher[1]) glauben wollen, eine fast zu große: so wollen wir nur noch kurz erwähnen, daß auch von anderer, botanischer Seite Bedenken geäußert worden sind, ob die Agglutininreaktion ihrem Zweck, geringfügige und schwer kenntliche Artunterschiede zu ermitteln, stets genügt, und daß ausgeführt worden ist. „daß die Fähigkeit eines Bakteriums, durch ein bestimmtes Serum agglutiniert zu werden, im allgemeinen eine nur auf Grund von Wechselwirkung mit Körperzellen und Säften eines höheren Organismus erworbene Eigenschaft ist, die sehr scharf ausgeprägt und für längere Zeit fixiert sein kann, die aber unter Umständen auch leicht abgestreift werden kann und unter allen Umständen mit dem Eigenschaftskomplex, den ein *Bacterium* als Resultat seiner naturgeschichtlichen Entwicklung aufweist, nur im losen[2]) Zusammenhang steht".

1) M. Ficker.
2) Burri, R., u. Düggeli, M., B. C. I, 1909, Bd. 49, S. 145.

Kapitel VIII.

Variabilität und Stammesgeschichte der Bakterien.

Die Ausführungen des letzten Abschnittes haben uns darüber belehrt, daß wir unser Bakteriensystem in erster Linie auf morphologische Merkmale und, wo diese uns im Stich lassen, auf physiologische Befähigungen gründen. Jetzt aber müssen wir noch eine wichtige Eigenschaft der für systematische Zwecke zu benutzenden Merkmale betonen, die wir vorhin im Interesse einer Vereinfachung der Darstellung noch nicht genügend hervorgehoben haben; diese Merkmale müssen offenbar möglichst wenig abhängig sein von den jeweiligen oder vorhergehenden Lebensbedingungen, müssen also möglichst konstant und wenig veränderlich sein. Ganz konstante Merkmale gibt es überhaupt nicht, denn wir haben es ja geradezu als ein charakteristisches Kennzeichen für die lebende Zelle hingestellt, daß alle ihre Eigenschaften schwanken. Von konstanten Merkmalen spricht man dann, wenn diese ihrer quantitativen Ausbildung nach um einen bestimmten Mittelwert schwanken, sofern die Lebensbedingungen überhaupt eine normale Ausbildung ermöglichen.

Wir haben früher gehört, daß die Spaltpilze wie andere Wesen zu Arten zusammengefaßt werden, diese zu Gattungen, diese wiederum zu Familien, Reihen usw. Was sind nun die Arten, d. h. die niedrigsten von den eben aufgeführten systematischen Einheiten? Die Antwort lautet: Das, was der Forscher, welcher die Art aufstellt, nach seinem „wissenschaftlichen Takt“ darunter zusammenfaßt. Anders kann die Frage offenbar darum nicht beantwortet werden, weil die Natur selbst keine Arten kennt, sondern nur Individuen mit ihrer Aszendenz und Deszendenz, also nur sog. „Linien“, und solche Linien faßt eben der Systematiker zu Linienbündeln zusammen, die er Arten nennt. Wie groß oder wie klein er sein Bündel schnüren will, das hängt von seiner wissenschaftlichen Auffassung ab, die von der eines anderen mehr oder minder abweichen kann. Freimachen von dieser subjektiven Umgrenzung der Arten würde sich der Systematiker dann, wenn er auf noch niedri-

geren Einheiten als den Arten fußen wollte, eben jenen Linien. Er müßte dann alle Bakterien in Form von Einzellkulturen züchten, und zwar unter den denkbar verschiedensten Bedingungen, unter denen sie überhaupt zu leben vermögen, würde sich all ihre Formen und Eigenschaften in Abhängigkeit von diesen Bedingungen merken und sie in die Diagnose der betreffenden Linie aufnehmen. Alle die reinen Linien, die dann keine Unterschiede in der Diagnose aufweisen würden, müßte er zu systematischen Einheiten zusammenfassen, zu sog. elementaren Arten, und diese von willkürlicher Umgrenzung wenigstens einigermaßen freien Einheiten nach Gutdünken zu höheren Einheiten zusammenfassen. Tatsächlich ist das nicht möglich; das braucht nicht weiter begründet zu werden, denn jene eben skizzierte Arbeit würde kein Ende absehen lassen. So müssen denn für die praktischen Zwecke der Systematik, d. h. um eine Übersicht über die Formen zu ermöglichen, höhere systematische Einheiten gewählt werden, diese dann aber auf solche Merkmale gegründet werden, die möglichst konstant sind, so daß man „die Art", gleichgiltig ob man sie von diesem oder jenem Standort einfängt, oder ob sie von ganz unbekannten Standorten stammen, möglichst leicht wiedererkennen kann.

Auf diesen Punkt also sollen die folgenden Ausführungen gerichtet sein, welche diejenigen des vorigen Abschnitts somit wesentlich zu ergänzen berufen sind. Wir wollen fragen, welche morpho- oder physiologischen Merkmale, die die Bakterienzelle uns bietet, sind mehr oder minder konstant, welche nicht und darum für den Systematiker unbrauchbar?

Wir werden bei den nun folgenden Betrachtungen sehen, daß häufig die Variabilität gewisser Eigenschaften beruht auf einer bestimmten Veränderung der äußeren Lebensbedingungen und darum auch jederzeit willkürlich hervorgebracht werden kann, daß aber in anderen Fällen das die Abänderung verursachende Agens noch unbekannt ist. Es wird sich weiter zeigen, daß solche Abänderungen auch in einer anderen Beziehung in zwei Gruppen eingeteilt werden können. Die einen Abweichungen von den als typisch zu betrachtenden Formen und Funktionen verschwinden über kurz oder lang wieder, die anderen aber bleiben, und zwar auch nach Rückkehr in die früheren Lebensbedingungen, dauernd, d. h. solange als man die Beobachtung hat fortführen können, erhalten. Ist letzteres der Fall, so handelt es sich um „erblich konstante" Abänderungen, man kann wohl auch sagen, daß man dann vor seinen Augen aus einer Art eine andere mit einer oder mehreren neuen Eigenschaften hat hervorgehen sehen.

Wir wollen nun im folgenden zuerst eine Zahl von nicht erblich

konstanten, sodann von erblichen Abänderungen besprochen — um hier gleich die Disposition des vorliegenden Kapitels zu geben, — und hierauf uns fragen, was man sonst über die Entstehung der Arten bei den Bakterien weiß oder, besser gesagt, nicht weiß, um im Zusammenhang damit der weiteren Frage näher zu treten, welche Kleinlebewesen, die man, dem allgemeinen Brauch folgend, nicht zu den Bakterien rechnet, obwohl sie mit diesen gemeinsame Züge tragen, man als blutsverwandt mit den Bakterien in der heutigentages üblichen Abgrenzung ansehen darf.

* * *

Zunächst also ein Ausblick auf morphologische und physiologische Variabilität[1]); wir nehmen, wie gesagt, diejenigen Fälle vorweg, bei welchen es sich nicht um dauernde, sondern um vorübergehende Veränderungen handelt. Wir nehmen dabei an, daß das Material, welches unter verschiedenen Lebensbedingungen vergleichend untersucht ist, zu einer reinen Linie gehört, obwohl dieser Bedingung in praxi nicht immer genügt worden ist. — Einige vorübergehende Variationen der Gestalt sind die folgenden. Sehr häufig ist beobachtet worden, daß je nach der Ernährung die Größe der Zellen ein und derselben Art wechselt; Spirillen, so sahen wir schon früher, die, auf wasserreichen Böden gezüchtet, lang und dünn sind, können auf konzentrierten Nährböden gedrungene Formen aufweisen[2]). Gleichfalls ist Länge und Dicke der stäbchenförmigen Spaltpilze sehr von den Kulturbedingungen abhängig, die Form der Zellen also auch bei diesen oft ein Spiegelbild der Lebenslage und der Ernährung. Der Erreger des Maltafiebers ist bei Bruttemperatur sehr kurz, bei niedriger Temperatur ein deutlich gestrecktes Stäbchen[3]). *Bacterium polychromicum*[4]) tritt auf Agar in Form von Kurzstäbchen, auf Kartoffeln in Form von längeren Stäbchen auf. Dasselbe gilt nicht minder für Vibrionen. Sehr häufig werden Bilder reproduziert, welche zeigen, wie stark die Gestalt des Heubazillus, des Choleraerregers von den Lebensbedingungen abhängig sein kann, und solcher Beispiele könnten wir fast noch beliebig viele nennen; bei Streptokokken[5]) können sich alle oder auch einige Zellen einer Kette durch Weinsäurezusatz oder auch durch Zusatz von Lithiumsalzen zu Nährböden abnorm vergrößern. Auch jene Formen, die wir als teratologische oder als Involutionsformen bezeichnet haben, wären hier zu

1) Pringsheim, H., Variabilität nied. Organismen. Berlin 1910.
2) Fuhrmann, F., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 129.
3) Lehmann und Neumann, Atlas. Text, S. 227.
4) Zikes, Wiesner-Festschrift, 1908, S. 357.
5) Taddei, B. C. I, Or., Bd. 50, S. 561.

erwähnen[1]); sie sind häufig gar nicht scharf von solchen Fällen, wie wir sie soeben nannten, zu trennen. Teratologische Formen können durch bestimmte Salze bedingt werden, Lithiumsalze lösen Verquellungserscheinungen der Zellwand aus, auch Riesenwuchsformen, bei Spirillen Verzweigungen; Magnesiumchlorid bewirkt charakteristische Formabweichungen, Bildung kurzer, hefeähnlicher Formen. Säuerung des Substrats, zu reichliche Zufuhr von Kohlehydraten im Verhältnis zur Stickstoffzufuhr wirkt gestaltverändernd[2]). Das Kurzstäbchen des *Bacterium prodigiosum* kann bei Weinsäurezusatz zu abenteuerlichen langen Formen heranwachsen. Durch Temperatursteigerung, d. i. ein klassisches Beispiel, kann man Essigsäurebakterien[3]), die sonst in Form mäßig langer Stäbchen auftreten, veranlassen, zu langen Fäden auszuwachsen. Senkt man die Temperatur wieder, so zeigen diese Fäden Aufblähungserscheinungen, ehe sie wieder zur normalen Form zurückkehren und in Stäbchen zerfallen. (Abb. 69.) Hohen Temperaturen angepaßte stäbchenförmige Bakterien bilden bei 8—11 Grad im Laufe eines Tages blasige Schwellformen (*Bacillus calfactor*)[4]). *Vibrio proteus* ändert ab und bildet kugelförmige Zellen infolge der Säuerung des Nährbodens, nimmt bei Abstumpfung der Säure wieder gestreckte Gestalt an; dieser Vorgang kann sich innerhalb kurzer Zeit mehrfach wiederholen.[5]) *Bacillus cylindricus* zeigt Aufblähung seiner Zellen infolge unbekannter Kulturbedingungen[6]).

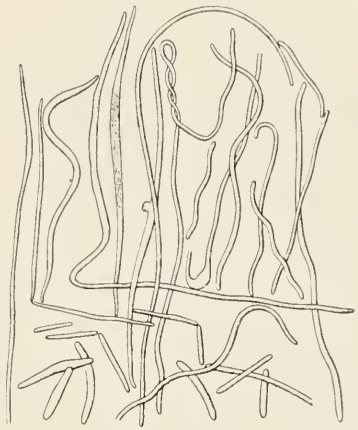


Abb. 69.
Bact. Pasteurianum,
Fadenform nach 24 Stunden auf Doppelbier bei 40—40,5°.
(Vergr. 500.)
Nach Hansen aus Kloecker.

Auch die Art und Weise, wie die Zellen zu Zellverbänden zusammentreten, schwankt mit den Außenbedingungen. Das haben wir im vorigen Kapitel schon für Kokkazeen erwähnt. Hier seien nur noch folgende Belege nachgetragen: Streptokokken, die z. B. in Fleischwasser immer

1) Vgl. auch Fuhrmann, F., Beih. z. bot. Zentralb, 1908, Bd. 23 I, S. 1.
2) Maaßen, A., Arb. a. d. K. Gesundheitsamt, 1904, Bd. 21, S. 385.
3) Hansen, E. C., C. R. Carlsberg 1894, Bd. 3, S. 182.
4) Miehe, H., Selbsterhitzg. d. Heus, Jena 1907.
5) Fischer, A., B. d. d. b. G., 1906, Bd. 24, S. 55.
6) Meyer, A., B. d. d. b. G., 1905, Bd. 23, S. 349.

in Form von Zellketten auftreten, können im menschlichen oder tierischen Körper, wenn sie innerhalb der weißen Blutkörperchen vorkommen, staphylokokkenartige Anordnung zeigen. Die Sarcinaform kann man anderen Kokken dadurch am leichtesten aufzwingen, daß man sie in Heuabkochungen züchtet[1]).

Einige andere Beispiele: Ein *Bacillus Z*[2]), der uns später noch beschäftigen wird, weil er mit Bezug auf seine Reizbewegungen in ausgezeichneter und eingehender Weise studiert worden ist, tritt bei starker Konzentration der Nährlösung in Form von Zellfäden auf, sonst mehr in Form von Einzelzellen. *Bacillus Brandenburgensis*[3]), der bei der Faulbrut der Bienen beteiligt sein kann, bildet Fäden mit Vorliebe auf sauren Nährböden. Andere Arten wiederum zeigen Neigung zur Fadenbildung bei Verabreichung bestimmter Nährstoffe, Traubenzucker oder auch Fett[4]).

So hat denn, wie wir sagen können, jede Art ihren Variabilitätskreis, der größer oder kleiner sein kann. Auch die Beweglichkeit, mit anderen Worten die Geißeltätigkeit ist von den Zuchtbedingungen abhängig, häufig durch dieselben Bedingungen, welche Zellfadenbildung auslösen, zu beeinträchtigen. So u. a. beim ebengenannten *Bacillus Brandenburgensis*. Die Anheftungsweise der Geißeln aber dürfte bei ein und derselben Art (reinen Linie) konstant sein. Nur für bewegliche Kokken wird behauptet, daß sie bald monotrich, bald peritrich sein können; doch ist das noch näher zu untersuchen.[5])

Die weitgehende Abhängigkeit der Zellgestalt von der Lebenslage hat ja an sich nichts Wunderbares an sich, denn jeder Organismus zeigt dasselbe. Nur tritt sie bei Bakterien vielleicht häufiger auf als bei anderen, zumal höheren Wesen, weil niedere Organismen stets plastischer sind als jene, und sodann darum, weil man Bakterien ganz besonders häufig unter verschiedenartigen Bedingungen gezüchtet hat.

Soweit diese Abänderungen nur die jeweilige Lebenslage wiederspiegeln, mit Erlöschen des auslösenden äußeren Faktors also wieder verschwinden, haben sie auch für den Systematiker nichts „Beunruhigendes" an sich. Schwerwiegender ist es schon, daß Veränderungen, die unter dem Druck bestimmter Außenbedingungen angenommen wurden, vielfach erst längere Zeit, nachdem die Wirkung dieser Faktoren aufgehört hat, wieder verschwinden. So gelingt es, wie eben gesagt,

1) Lehmann und Neumann, Atlas. Text, S. 194.
2) Kniep, H., Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, B. 43, S. 215.
3) Maaßen, A., Arb. K. biol. Anstalt, 1900, Bd. 6, S. 53.
4) Neide, E., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 1.
5) Ellis, D., B. C. I, Or., 1903, Bd. 33, S. 1.

durch gewisse ungünstige Bedingungen zu erreichen, daß bewegliche Formen unbeweglich werden. Züchtet man sie dann wieder unter ihren gewohnten günstigen Lebensbedingungen weiter, so kann es unter Umständen sehr lange Zeit dauern, bis die Beweglichkeit sich wieder einstellt.

Ein anderer Fall, in welchem die Wirkungen der Veränderung erst allmählich sich geltend macht oder doch deutlich in die Erscheinung tritt, wo also Nachwirkungen bestimmter Lebensbedingungen außer der gleichzeitigen Wirkung derselben vorliegen, ist der folgende. Man kann beobachten, daß bestimmte Formen, z. B. *Bacillus oxalaticus*, die man aus dem Freien einfängt, auf gewissen Nährböden zuerst sehr gut wachsen, züchtet man sie aber längere Zeit auf diesen weiter, so sieht man, daß eine allmählich fortschreitende Verkleinerung des Zellendurchmessers, also eine Verkümmerung eintritt, —, wiederum ein Zeichen dafür, daß die Gestalt der Zellen nicht allein durch die augenblickliche Lebenslage gemodelt wird, sondern daß sie vielfach unter dem Druck lange vergangener Zeiten stehen kann.[1])

Bei der eben geschilderten weitgehenden Plastizität aller morphologischen Merkmale der vegetativen Zellformen hat man gehofft, daß bei der Gattung *Bacillus* vielleicht die Sporengröße etwas weniger abhängig sei von der Lebenslage; das mag in gewissem Sinne zutreffen, aber streng gilt es zweifellos nicht. Bei *Bacillus tumescens* z. B. kann der Durchmesser der Spore je nach den Lebensbedingungen zwischen 2,2 und 1,6 μ schwanken; wohl verstanden auch dann, wenn wir die Deszendenten einer einzigen Zelle untersuchen. In jenen früher (S. 67) genannten sekundären Kolonien verringert sich die Größe der Sporen. Für *Bacillus amylobacter* belehrt uns ferner eine neuere[2]) Mitteilung darüber, daß durch „Bodenpassage", d. h. also durch Zucht unter recht natürlichen Bedingungen, die Sporengröße gesteigert werden kann, mit anderen Worten, daß sie durch Kultur unter weniger günstigen Bedingungen sinkt. Wenn wir also zum Schluß des letzten Kapitels (S. 208) gehört haben, daß man wohl mit Erfolg zur Definition einer Sporen tragenden Bakterienspezies u. a. auch die Sporengröße heranziehen kann, so zeigt das eben Gesagte, daß man an die Abhängigkeit dieser Größe von den Kulturbedingungen stets denken muß und nur solche Sporen vergleichen darf, die unter gleichen Bedingungen herangewachsen sind.

1) Migula, W., System d. Bakt., Leipzig 1900, Bd. 2, S. 538. — Bei A. Koch, Bot. Ztg., 1888, Bd. 46, S. 316 findet sich die eigenartige Beobachtung, daß die ersten Deszendenten der Keimstäbchen des *B. tumescens* weniger dick (1 μ) sind als die späteren (2 μ).

2) Bredemann, G., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 9.

In allen bisher besprochenen Fällen handelte es sich um Variabilität, die durch den Wechsel der äußeren Bedingungen hervorgerufen war, also durch den Vergleich verschiedener Kulturen, deren Objekte Deszendenten einer einzigen Zelle waren, ermittelt wurden. Teilweise waren es Formabweichungen qualitativer Art, die wir nannten, z. B. die Involutionsformen, teilweise auch nur quantitativer Art, so die Veränderlichkeit der Sporengröße. Nun würden wir außerdem aber auch derartige Variabilität unter „gleichen Außenbedingungen" beobachten können. Die Größe der Stäbchen in einer Einzellkultur, z. B. des *Bac. asterosporus*[1]), kann verschieden sein, auch die der Sporen in ein und derselben Einzellkultur kann schwanken; das weist uns darauf hin, daß wir, um die Sporengröße einer Art unter bestimmten Bedingungen festzustellen, immer eine stattliche Zahl von Einzelmessungen machen müssen, aus denen wir dann den Durchschnitt zu ziehen haben. Ob wir genügend Einzelmessungen vorgenommen haben, um einen richtigen Durchschnittswert zu erhalten, darüber könnte uns ein Mathematiker auf Grund unserer Zahlenreihen belehren. Eine unzulängliche Zahl von Beobachtungen könnte leicht zu Trugschlüssen führen; das lehrt uns folgende Überlegung: Zwei Arten a und b mögen sich einzig und allein durch die durchschnittliche Größe ihrer Sporen unterscheiden, und zwar möge a durchschnittlich etwas größere Sporen als b besitzen, wenn beide Arten unter identischen Bedingungen gezüchtet werden. Gleichwohl können die kleinsten Sporen von a kleiner sein als die größten von b, und wenn man zufällig nur solche mißt, würde man ein Resultat erhalten, das den Tatsachen nicht entspricht. Eine ausreichende Zahl von Messungen schließt diese Möglichkeit aus. Es sei noch hinzugefügt, daß man in diesem Falle sagt: Zwischen beiden Arten a und b herrscht mit Bezug auf das Merkmal Sporengröße „transgressive Variabilität". Man würde sich, das sei noch hinzugefügt, irren, wenn man annehmen wollte, daß die Unterschiede in der Sporengröße oder in sonstigen Größenmaßen ein und derselben Einzellkultur nur auf Messungsfehlern beruhten; vielmehr sind sie damit zu erklären, daß es einmal fast unmöglich ist, innerhalb einer Kultur vollkommen gleiche Bedingungen für alle Zellen derselben zu schaffen, ferner damit, daß, wie oben gezeigt wurde, und zwar eben mit Rücksicht auf solche Fragen, wie sie uns augenblicklich interessieren, die Zellen einer Einzellkultur nicht alle identisch sind, darum auch aus inneren Ursachen auf gleiche äußere Bedingungen verschieden reagieren können. Schon das nicht immer gleiche Verhalten gegenüber der

1) Meyer, A., Flora 1897, Bd. 84, S. 185.

Gramschen Färbemethode zeigt an, daß die Zellen einer Kultur keineswegs alle gleichartig sind[1]). Daß das insonderheit auch für die Größe der Sporen gilt, würden wohl genaue Messungen der Sporengröße an einem aus mehreren Sporen tragenden Zellen zusammengesetzten Faden ergeben. Es ist ferner darauf hinzuweisen, daß wir auf Grund genauer Bilder[2]), die von zweisporigen Formen in der Literatur vorliegen (*Bacillus inflatus*), annehmen dürfen, daß nicht einmal in ein und derselben Zelle die Größe beider Sporen immer ganz gleich zu sein braucht. Das kann z. B. damit zusammenhängen, daß beide Sporen nicht gleich alt sind, die eine sich ausbildet unter etwas abgeänderten extra- und intrazellularen Ernährungsbedingungen.

Dieselben beiden Fälle der Formveränderlichkeit von Zellen einer reinen Linie unter verschiedenen Kulturbedingungen einerseits innerhalb derselben Kultur andererseits würde uns z. B. auch beim Studium der Gattung *Cladothrix* entgegentreten: In verschiedenen Nährlösungen sind die einzelnen Zellen etwas größer oder kleiner; es sei aber ausdrücklich bemerkt, daß auch in einem und demselben Fadensystem längere und kürzere Stäbchen nebeneinander vorkommen können.

Als letztes Beispiel für ein morphologisches Merkmal, das man gleichfalls benutzt hat, um ähnliche Arten zu unterscheiden, dessen Beständigkeit uns also interessieren muß, sei auf die Sporenhülle hingewiesen. Bei dem Versuch, verschiedene Arten von Buttersäurebakterien (*Bacillus amylobacter*) zu unterscheiden, hat sich entgegen früheren Annahmen dies Merkmal nicht als zuverlässig erwiesen. Die genannte Hülle, welche, wie wir uns erinnern, aus der teilweise erhalten bleibenden Zellhaut der Mutterzelle besteht, kann den einen Sporen einer reinen Linie fehlen, bei anderen vorkommen, sogar innerhalb ein und derselben Kultur. Andererseits wird angegeben, daß es ein gutes Merkmal sei, um zwei andere untereinander ähnliche Bazillen, *Bacillus oxalaticus* und *ruminatus*, zu unterscheiden: Nur die Sporen des letztgenannten weisen eine solche Sporenhülle auf, und zwar unter allen Umständen.

Auf Veränderungen im Sporenbildungsvermögen und in der Farbstoffproduktion kommen wir noch in anderem Zusammenhang zu sprechen.

Bei der für den Physiologen so interessanten, von dem Systematiker aber häufig als störend empfundenen Inkonstanz morphologischer Merkmale, von der wir soeben eine kleine Blütenlese gegeben haben, hat man versucht, nach möglichst konstanten physiologischen Merk-

1) Neide, E., B. C. II, 1904, Bd. 35, S. 508.
2) Koch, A., Bot. Ztg., 1888, Bd. 46, S. 277.

malen zu suchen. Wir haben schon gehört und werden noch weiter hören, daß einige derselben zwar so charakteristisch sind, daß man sie mit Erfolg zur Unterscheidung von Arten benutzt, daß sie aber im übrigen ebenfalls stark schwanken, meist noch mehr als die morphologischen. Fast jede physiologische Eigenschaft kann verstärkt oder abgeschwächt, wohl auch ganz latent werden, sei es Widerstand gegen Gifte oder gegen andere Einflüsse, sei es Assimilationsfähigkeit eines Stoffes usw. Schwächung kann im allgemeinen durch Zucht unter ungünstigen Bedingungen Stärkung, d. h. Regeneration verloren gegangener physiologischer Eigenschaften durch recht naturgetreue Bedingungen (Kultur auf Erdboden, Möhren, Kartoffeln, Kartoffelagar, der auf Schleimbakterien eine „auffrischende" Wirkung äußert[1]) usw.) erzielt werden. Dabei ist beachtenswert, daß die Eigenschaften unabhängig voneinander variieren können[2]): Bestimmte Maßnahmen können die Widerstandsfähigkeit der Sporen eines *Bacillus* herabsetzen, ohne andere Eigenschaften, z. B. die Enzymbildung, zu schwächen. Was nun zunächst die Resistenz der Sporen gegen hohe Temperaturen angeht, so kann sie mit der nötigen Kritik zur Artunterscheidung mit herangezogen werden und somit als spezifisches Merkmal aufgefaßt werden. Beim *Bacillus ruminatus* werden die Sporen bei 100 Grad in 4 Minuten, bei 80 Grad in 10 Stunden abgetötet. Beim *Bacillus oxalaticus* aber bei 100 Grad schon in 2, bei 80 Grad in 200 Minuten. Wenn wir aber hören, daß bei einer anderen Art die Tötungszeit der Sporen einer reinen Linie zwischen 2 und 15 Minuten schwankte, bei einer noch anderen (*Bacillus alvei*)[3]) zwischen 15 und 30 Minuten, so leuchtet uns ein, daß auch dieses Merkmal nur auf Grund einer sehr reichen Erfahrung systematisch verwertet werden kann. Auch dürfte sich die Resistenz immer mit dem zunehmenden Alter innerhalb gewisser Grenzen erhöhen, es dürfen darum immer nur ziemlich gleichalte Sporen miteinander verglichen werden. Man hat auch gefunden, daß die Qualität des Nährbodens, auf dem die Sporen herangewachsen sind, die Widerstandskraft gegen Erhitzung beeinflussen kann.

Ganz außerordentlich heiß umstritten ist die Frage, ob und inwieweit eine andere physiologische Eigenschaft die Assimilierbarkeit eines Stoffes, z. B. einer bestimmten Zuckerart, durch einen Spaltpilz als charakteristisches spezifisches Merkmal verwertet werden darf, oder ob sie zu stark schwankt. Sie ist deswegen so stark umstritten, weil sie

1) Quehl, A., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 9.

2) Bredemann, G., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. A.

3) Maaßen, A., Arb. d. K. biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtsch., 1908, Bd. 6, S. 53.

vielfach mit ungenügenden Methoden, nämlich nicht unter Verwendung reiner Linien bearbeitet worden ist. Wir kommen später bei Besprechung der sog. Bakterienmutationen noch auf dieselbe zurück und erwähnen hier nur, daß man tatsächlich lehrreiche Beispiele dafür kennt, daß die Unterscheidung sehr ähnlicher Arten auf Grund ernährungsphysiologischer Unterschiede möglich ist. Von mehreren durch ihre Vorliebe für hohe Temperaturen gekennzeichneten Bazillen wächst der eine, *Bacillus calfactor* kräftig auf Heudekokten, sowie auf Kartoffeln; zwei andere, *Bacillus cylindricus* und *tostus*, wachsen auf Kartoffeln nicht, unterscheiden sich also dadurch scharf vom erstgenannten. Mit diesen drei Arten leicht zu verwechseln ist ferner *Bacillus robustus*, dadurch aber von ihnen zu unterscheiden, daß er auf Fleischwasserpeptonlösung nicht gedeihen will, was die drei erstgenannten tun. Ob solche einander nahestehende Formen ineinander umzüchtbar sind, wäre zwar noch zu untersuchen, man tut aber gut daran, sich vorläufig an diese exakt festgestellten Unterschiede zu halten[1]).

Nahe verwandt, zum Teil sogar identisch mit der Frage nach der Konstanz oder Variabilität der Assimilierbarkeit eines organischen Stoffes, ist die nach Konstanz oder Veränderlichkeit der Enzymbildung. Hier lautet die klassische Frage der Bakteriologie: ist Bildung eines Gelatine verflüssigenden Enzyms als spezifisches Merkmal brauchbar[2]). Wir haben schon früher darauf hingewiesen, daß man in vielen Fällen diese Frage ruhig bejahen darf, in anderen Fällen sind aber einzelne „Stämme" von sonst nicht verflüssigenden Arten nachgewiesen, welche Verflüssigungsvermögen besitzen. So ein Stamm von *Bacterium coli*, ferner einer von *Bact. Güntheri*, dem wichtigsten Erreger der Milchsäuerung. Der verflüssigende Stamm dieses letzeren ist neben anderen Spaltpilzen Erreger der Faulbrut der Bienen. Ob man ihn als eine besondere Art hinstellen soll oder nicht, kann erst dann entschieden werden, wenn man weiß, ob auch Nachkommen einer einzigen Zelle des *B. Güntheri* je nach den Bedingungen die Gelatine bald verflüssigen, bald nicht. Solange man das nicht weiß, würde es sich bloß um einen Wortstreit handeln.

Lehrreich ist es ferner zu beobachten, wie die Bakteriologie innerhalb der Art *Bacterium coli* gleichfalls physiologische Unterscheidungsmerkmale herbeizieht, sogar herbeiziehen muß, wenn anders sie bestimmte Stämme auseinanderhalten oder auch „*Bact. coli*" als Gruppenbezeichnung auffassen und in mehrere Arten zerlegen will. Der heutige

1) H. Miehe, Die Selbsterhitzung des Heues.
2) Müller, L., B. C. II, 1907, Bd. 7, S. 468.

Stand der Anschauungen ist etwa der folgende[1]): Während einige Forscher die Grenzen weit ziehen, zerfällen andere das *Bacterium coli* in mehrere Arten, Darmkoli, Graskoli, Mehlkoli, wie man diese Arten kurz und bequem, wenngleich nicht sehr schön und nicht eben nach dem Geschmack des systematischen Botanikers nennt. Das aus Mehl isolierte *Bacterium coli* z. B., das bei der spontanen Teiggährung eine Rolle spielt, und als *Bacterium levans* bezeichnet wurde, unterscheidet sich vom echten *Bacterium coli* durch die allerdings schwache Befähigung, Gelatine zu verflüssigen, die jenem stets fehlen soll. Aus Gras isoliertes *Bacterium coli* seinerseits ist nicht einheitlich; von acht Stämmen zersetzen zwei Trauben-, Malz-, Rohr-, Milchzucker, sechs andere nur die beiden erstgenannten Zuckerarten. Lassen wir diese heutigentags ziemlich müßige Frage der Arteinheitlichkeit, dessen, was man gewöhnlich *Bacterium coli* nennt, auf sich beruhen. Es gibt nun in Sauermilch vorkommende Parallelformen zum *Bacterium coli*, morphologisch abgesehen von geringen Größenunterschieden, nur durch den Mangel an Beweglichkeit unterschieden: *Bacterium acidi lactici* und *Bacterium aerogenes* (dessen pathogene Parallelform *Bacterium pneumoniae* sein soll), die vielfach ihrerseits für eine einzige Art gehalten werden. Auf welche Unterscheidungsmerkmale stützen sich nun die Forscher, welche diese beiden trennen wollen? Zuerst auf das Schleimbildungsvermögen: *Bacterium acidi lactici* bildet keinen Schleim, während *Bacterium aerogenes* Schleim ausscheidet, so daß die einzelnen Stäbchen immer durch solchen getrennt, in einigen Abstand voneinander in der Zooglöa liegen. Sodann aber ganz besonders durch ein physiologisches Merkmal: *aerogenes* kann sich von Rohrzucker ernähren, *acidi lactici* nicht so sicher. Besonders wichtig aber zur Unterscheidung ist die Gasbildung; *aerogenes* bildet reichlich Gas, bestehend aus Wasserstoff und Kohlensäure, und von beiden überwiegt stets die Kohlensäure. *Bacterium acidi lactici* hingegen bildet nur wenig Gas, in welchem Wasserstoff stets in größerer Menge als Kohlensäure nachweisbar ist. Hierin verhält es sich wie *Bacterium coli*. Wie man sich nun auch hier zur Frage der Artabgrenzung stellen mag, der Ansicht wird man sich anschließen müssen, daß diese drei Formen sehr nahe verwandt sind; gleichwohl ist *Bacterium coli* beweglich, die anderen, soweit man bis jetzt weiß, stets unbeweglich. Es ist dies auch einer der wesentlichsten Gründe, weshalb wir uns (vgl. das vorige Kapitel) entschlossen haben, in der Gattung *Bacterium* bewegliche und unbewegliche Arten zu vereinigen, sonst müßte man trotz naher Verwandtschaft „*Bacillus*“ *coli*

1) Burri, R., u. Düggeli, M., B. C. I, Or., 1909, Bd. 49, S. 145.

von „*Bacterium*“ *aerogenes* und *acidi lactici* durch eine Gattungsgrenze trennen. Nebenbei bemerkt geben die drei genannten Arten auch ein gutes Beispiel dafür ab, daß man schon aus dem Anblick der Kolonien auf Nährgelatine Schlüsse auf die Art ziehen kann: *Bacterium coli* bildet eigenartig gestreifte, wie man sagt, weinblattähnliche Kolonien, *Bacterium acidi lactici* flache, meist runde und endlich *Bacterium aerogenes* halbkugelige, erhabene schleimige Kolonien.

Wenn nun auch später die fortschreitende Wissenschaft zeigen sollte, daß eines oder das andere der hier angenommenen Unterscheidungsmerkmale nicht stichhaltig sein sollte, dürfte es doch ratsam sein, vorläufig derartige Unterschiede aufrecht zu halten, um nicht unmerklich den sicheren Boden unter den Füßen zu verlieren. Tatsächlich ist offenbar das Schleimbildungsvermögen recht variabel. Von einem Forscher[1]) wurde gezeigt, daß beim *Bacterium acidi lactici* bei Weiterzüchtung in Milch allmählich die Befähigung zur Milchsäuerung geringer wird, das Schleimbildungsvermögen aber stärker. Von anderer Seite, daß ein aus Käse oder Lab isolierter Spaltpilz, *Bacterium casei e* durch Mischzucht mit einer Kahmhefe, d. h. einem Sproßpilz, welcher Kahmhäute bildet und im Gegensatz zu echten Hefen keine Sporen bilden kann, derbere, mit Volutin vollgestopfte Zellen ausbildet, die im Gegensatz gegen früher Schleim bilden, ohne daß dabei ihr Säuerungsvermögen geschwächt wäre. Auch andere Milchsäurebakterien, z. B. *Bacterium Güntheri*, besitzen nach neueren Untersuchungen schleimbildende Parallelformen, die sich sonst nicht von der Stammform unterscheiden lassen. Weitere Untersuchungen müßten in diesen Fällen übrigens noch zeigen, ob sie nicht richtiger zu den erblich konstanten Abänderungen gestellt würden.

Um zu zeigen, daß auch abgesehen von der Schleimbildung manche für die Praxis bedeutsame physiologische Eigenschaften der Bakterienzelle stark der Variabilität unterliegen, verschwinden und wieder auftreten können, sei noch auf die Bakterien hingewiesen, die der Butter ein erwünschtes oder unerwünschtes Aroma verleihen[2]). Dies Aroma, das schicken wir voraus, ist z. T. ein sog. primäres, durch die Fütterung der Kühe bedingtes und zum anderen Teil ein sekundäres, durch Bakterien in Milch und Butter hervorgerufenes. Eine als *Pseudomonas carotae* bezeichnete Art verleiht der Butter einen Geruch nach Mohrrüben. Diese Eigenart kann der genannte Spaltpilz verlieren, gewinnt

1) Weigmann, H., zit. nach Burri, R. u. Thöni, J., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 32.

2) Weigmann, H., Ref. in B. C. II, 1908, Bd. 22, S. 129.

sie aber wieder, wenn man ihn auf Möhrenblätterdekokt züchtet. Andere Bakterien sind am Steckrübengeschmack der Butter beteiligt, und die Fähigkeit, diesen hervorrufen, läßt sich den betreffenden Arten sowohl an- wie abzüchten.

Die Frage, inwieweit jene besonders interessanten physiologischen Eigenschaften, wie Stickstoffbindungsvermögen, Fähigkeit, Wasserstoff zu oxydieren, Schwefelverbindungen zu verbrennen usw., je nach den Kulturbedingungen schwanken können, soll später bei der genaueren Besprechung der betreffenden Spaltpilzgruppen abgehandelt werden (Kap. XVI f.).

Wegen der vorhin behandelten Erscheinung, daß frühere Lebensbedingungen eine Zeitlang nachwirken können, und die gleichermaßen für morphologische wie physiologische Eigenschaften gilt, hat man behufs Erkennung und Beschreibung neu eingefangener Bakterienarten mit unbekanntem Vorleben empfohlen, diese immer erst mindestens vier Wochen lang unter ganz genau bekannten Bedingungen zu züchten, so die Nachwehen des unbekannten Vorlebens zum Verschwinden zu bringen und dann erst die Untersuchung vorzunehmen. Nur wenn dann die Eigenschaften, die zum Vorschein kommen, auf bereits bekannte Formen nicht passen, soll man berechtigt sein, das Vorhandensein einer neuen Art anzunehmen. Natürlich muß man dabei die Möglichkeit in Kauf nehmen, daß besonders interessante Befähigungen, welche der betreffenden Art vielleicht am natürlichen Standort zukamen, durch die gleichmäßigen und auch immer etwas unnatürlichen Kulturbedingungen verloren gehen, daß eine gegenseitige Annäherung der natürlichen Formen, eine Nivellierung der Artunterschiede eintritt. Aus allem Gesagten geht hervor, daß sich unter allen Umständen der scharfen Artabgrenzung bei Spaltpilzen große Schwierigkeiten entgegenstellen, und so stößt man denn in der bakteriologischen Literatur nicht selten auf Ausdrücke, wie: „Der von uns benutzte Stamm des *Bacillus subtilis*“ oder „die Form des *Pseudomonas fluorescens*, die uns vorlag“ usw., Ausdrücke vorsichtiger Art, ohne die man nicht auskommt; bei höheren Gewächsen ist statt dessen die Bezeichnung „Sippe“ eingebürgert.[1])

Trotz dieser Inkonstanz der Eigenschaften und der dadurch bedingten Schwierigkeit der Artabgrenzung darf man sich nun natürlich um keinen Preis dazu verleiten lassen, in die Fehler früherer Zeiten zurückzuverfallen und auf Artabgrenzung bei Spaltpilzen ganz zu verzichten. Denn es soll doch noch ganz besonders betont werden, daß in vielen Fällen Merkmale, die wir soeben als vielfach schwankend und darum für die Zwecke des Systematikers nur mit Vorsicht benutzbar

1) C. E. Correns.

erkannt haben, auch konstant sein, oder richtiger gesagt, um einen Mittelwert schwanken können. Die einzelnen Arten der Gattung *Beggiatoa* unterscheiden sich z. B. wesentlich nur durch den Durchmesser der Zellfäden. Man könnte darum glauben, es handele sich nur um eine Art, deren Zellen je nach den Lebensbedingungen bald größer bald kleiner seien. Ehe das bestimmt ausgesprochen wird, müßte solche Variabilität nachgewiesen werden, aber de facto haben gerade für *Beggiatoa* eingehende Untersuchungen die weitgehende Konstanz dieses in anderen Fällen veränderlichen Merkmals ergeben.

Neuerdings hat nun auch sonst eine rüstige Experimentalarbeit auf dem Gebiet, welches die Artabgrenzung betrifft, eingesetzt, wir wollen an dieser Stelle nur noch das Ergebnis einer der umfangreichsten hierher gehörigen Studien erwähnen. Zu den in theoretischer wie praktischer Hinsicht wichtigsten Bakterien gehören die Erreger der Buttersäuregärung, die, sämtlich Iogen als Reservestoff führend, diese Eigenschaft mit dem altbekannten, auch von uns häufig erwähnten *Bacillus amylobacter* teilen. Man sprach nun bisher von sehr verschiedenen Arten, z. B. dem beweglichen und dem unbeweglichen Buttersäurebazillus, unterschied sodann solche, die mehr von solchen, die weniger luftscheu waren, die einen sollten den freien Stickstoff binden, von den anderen war das nicht erwiesen; einer sollte eine Sporenhülle besitzen, die anderen nicht. So schien also eine große Zahl von Arten z. T. durch morphologische, z. T. durch physiologische Eigenschaften unterscheidbar zu sein. Durch länger andauernde Züchtung einer großen Zahl dieser verschiedenen Stämme unter gleichen, günstigen Bedingungen ist aber der Nachweis gelungen, daß mindestens sehr viele dieser Buttersäurebakterien zu einer Art zusammengezogen werden dürfen, da man sie ineinander umzüchten kann. Man hat vorgeschlagen, diese unter dem alten Namen *Bacillus amylobacter* zusammenzufassen. Die Fortführung solcher Untersuchungen ist ebenso erwünscht als lohnend, wir behandeln die Frage später bei Besprechung der Stickstoffbindung noch genauer (Kap. XVII).

Wir verlassen nunmehr das Gebiet solcher Veränderungen an der Bakterienzelle, die durch bestimmte Veränderungen der Lebensbedingungen ausgelöst werden und über kurz oder lang wieder verschwinden, sobald die verursachenden Bedingungen ihrerseits verschwunden sind. In der Theorie ist, so sahen wir, ihre Untersuchung nicht schwer; man züchtet reine Linien unter verschiedenen Bedingungen. Reagieren zwei derselben stets gleich auf die Veränderungen der Faktoren der Außenwelt, so stellt man sie zu einer systematischen Einheit zusammen, andernfalls nicht. Allerdings ist das

leichter gesagt wie getan, da so umfangreiche Untersuchungen in praxi nicht angestellt werden können, und gesetzt auch, sie überstiegen die Arbeitskraft des Menschen nicht, so würde man doch bei strenger Befolgung dieses Prinzips eine so große Zahl von systematischen Einheiten erhalten, daß es ganz unmöglich wäre, alle mit Namen zu belegen, etwa so, wie man heutigentages jede „Art" mit Namen belegt; so bleibt es denn, wie schon gesagt, dem Takt des einzelnen überlassen, wieviel Linien er zu einer Art zusammenfassen will, dem Geschmack jedes einzelnen, und „de gustibus non est disputandum". Man wird sich hüten müssen, deutlich unterscheidbare Formen in eine Art zusammenzuwerfen, aber auch davor, die Arten allzusehr zu „pulverisieren", was die Übersicht über das Gebiet ungemein erschweren würde.

* * *

Soweit es sich in den bisherigen Ausführungen um Veränderungen der Form oder Funktion der Bakterienzelle handelte, treten dieselben auf durch die Wirkung bestimmter Außenfaktoren und verschwinden über kurz oder lang wieder, sobald auch diese Außenfaktoren verschwinden und die Zelle wieder in die frühere normale Lebenslage zurückgelangt. Es liegt zunächst nun nahe, zu fragen, ob solche durch Wechsel äußerer Faktoren bedingte Veränderungen von Form oder Funktion auch dann wieder verschwinden, wenn der äußere Faktor, der sie hervorrief, dauernd weiter wirkt, ob also der Erwerb oder Verlust der neuen Eigenschaft sich charakterisiert als ein Übergangsreiz, der allmählich wieder ausklingt; ob also, um einen konkreten Fall zu nehmen, gewisse durch Temperaturerhöhung bewirkte Formabweichungen allmählich wieder verschwinden und die normale Form der Zelle wieder erscheint, selbst dann, wenn die Temperatur nicht wieder sinkt. Man könnte dann von erfolgter Angewöhnung an die neue Lage reden. Untersuchungen über diesen Punkt liegen aber nur in geringer Zahl vor; mir ist hier nur die Angabe gegenwärtig, daß Farbstoffbildung, die durch geeignete Zuchtbedingungen zum Verschwinden gebracht wird, nach einiger Zeit unter eben denselben Bedingungen infolge einer Akkommodation an dieselben wiederkehrt. *Bact. fluorescens*, das z. B. bei 22° unter lebhafter Farbstoffbildung wächst, gedeiht gut auch nach Übertragung in einen Wärmeschrank, dessen Temperatur 35° beträgt, bildet dann aber keinen Farbstoff aus. Bei 37,5° findet kein Wachstum mehr statt. Wird es nun längere Zeit bei 35° gezüchtet, und zwar alle 24 Stunden auf neue Nährböden überimpft, so zeigen sich, nachdem es 15×24 Stunden bei 35° gewachsen

ist, die ersten Spuren der wiederkehrenden Farbstoffbildung, nach 18×24 Stunden bildet unser Spaltpilz wieder ebenso reichlich Farbstoff wie der nicht angewöhnte bei 22^0.[1])

* * *

Wir wenden uns nunmehr zum Studium der folgenden Frage: Gibt es auch Veränderungen, sei es morphologischer, sei es physiologischer Art, die dauernd erhalten bleiben, selbst dann, wenn die Bedingungen, unter denen sie entstanden, nicht mehr weiter wirken? Können wir, so lautet die Frage anders formuliert, Eigenschaften, wie wir sie sonst wohl auch zur Unterscheidung von Arten mit heranziehen, plötzlich vor unsern Augen auftreten sehen oder durch künstliche Beeinflussung willkürlich hervorrufen und unsern Objekten auf die Dauer anzüchten? Können wir künstlich neue Arten aus andern vor unsern Augen entstehen sehen oder entstehen lassen?

Diese Frage ist für gewisse Fälle mit Ja zu beantworten. Orientieren wir uns zuerst einmal über Verlust der Farbstoffbildung und die Entstehung neuer Farbstoffe bei gewissen Arten. Da die Farbstoffe, um die es sich hier handelt, Abfallprodukte des Stoffwechsels sind, so handelt es sich um die Frage nach der Variabilität der exkretorischen Tätigkeit der Zelle. Es gelingt[2]) durch bestimmte Einwirkungen, z. B. erhöhte Temperatur, Zufuhr von Giften, wie Kupfersulfat u. a., normale, roten Farbstoff produzierende Kulturen des *Bact. prodigiosum* zur Einstellung der Farbstoffbildung zu veranlassen. Auch kann man durch Gifte statt des roten einen violetten Farbstoff erzielen. Solche Veränderungen verschwinden aber wieder entweder gleich oder nach einiger Zeit, nachdem wieder normale Lebensbedingungen eingetreten sind; sie gehören also zu jenen Veränderungen, die wir oben schon abgehandelt haben; man hat vorgeschlagen, sie als Modifikationen zu bezeichnen. Man kann aber auch durch bestimmte Bedingungen erreichen, daß die Farbstoffbildung unterdrückt wird und nicht wiederkehrt, unter welchen Bedingungen man auch immer nachher die Zucht fortsetzen mag. Dies kann erreicht werden durch einen Zusatz von Sublimat zum Nährboden. In einem andern Fall konnte durch Sublimatabgaben erzielt werden, daß eine andersartige dauernde Veränderung eintrat, nämlich der Farbstoff dunkelrot wurde, und gleiches gelang auch durch Zusatz anderer Stoffe. Man hat in Anlehnung an die bei höheren Pflanzen übliche

1) Dieudonné, Biol. Zentralb., 1895, Bd. 15, S. 103.

2) Wolff, F., Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, 1909, Bd. 2, S. 90.

Nomenklatur vorgeschlagen, diese plötzlich auftretenden und vom Augenblick ihrer Entstehung an konstanten Veränderungen im Gegensatz zu den Modifikationen als Mutationen zu bezeichnen; darüber später noch mehr. Neben diesen konstanten Mutationen konnten dann auch rückschlagende Mutationen gefunden werden: ein Teil der Deszendenten behält die angenommene Abweichung bei, ein anderer schlägt wieder zur Stammform zurück.

Auch am *Staphylococcus pyogenes* konnten solche in veränderter Farbstoffbildung bestehende Modifikationen einer-, Mutationen andererseits hervorgerufen werden. Zitronengelbe Modifikationen entstanden bei bestimmter Ernährung, rotgelbe durch Temperaturerniedrigung, eine Mutation, und zwar Verlust der Farbstoffbildung, aus unbekannten Gründen. Sodann hat man bei gefärbten Myxobakterien, *Myxococcus rubescens* und *virescens*, sowohl Modifikationen wie Mutationen durch Temperaturschwankungen, durch Änderung der Ernährung und durch Giftzusätze erzielen können.

Bei solchen Untersuchungen über Farbstoffbildung leuchtet es ganz besonders ein, daß es unerläßlich ist, Einzellkulturen zum Ausgangspunkt der Versuche zu machen. Sonst kann man, wenn man etwa aus einer rotgelben Kolonie eines Spaltpilzes sowohl rote wie gelbe Deszendenten herauszüchtet, nie wissen, ob nicht rote und gelbe Zellen bereits in jener ersten Kolonie mosaikartig nebeneinander lagen und durch das Weiterzüchten lediglich räumlich getrennt wurden.

Die eben genannten erblich konstanten Veränderungen haben, wenigstens beim heutigen Standpunkt der Kenntnisse, keinen funktionellen Beigeschmack. Wir wissen trotz mancher Hypothesen nichts darüber, ob die Bildung gefärbter Abfallstoffe für die Bakterien von Bedeutung ist, ob mit der Veränderung der Farbstoffe Vorteile oder Nachteile im Kampf ums Dasein verbunden sind (vgl. dazu Kap. XVIII, Luftkeime) oder keines von beiden. Insofern sind vielleicht noch interessanter einige dauernd erhalten bleibende Veränderungen, die wir künstlich bewirken können und die sicher einen Fortschritt für den abgeänderten Organismus bedeuten; wenden wir uns nun diesen zu. Wie oben schon gelegentlich erwähnt, gibt es Bakterien, die den Milchzucker unter energischer Säuerung ihres Nährbodens zersetzen können, andere, denen diese Befähigung abgeht und die darum milchzuckerhaltige Böden nicht säuern. Es war auch schon die Rede davon, daß u. a. *Bacterium coli* zu solcher Säuerung befähigt ist, *Bacterium typhi* aber z. B. nicht und daß diese Tatsache für den medizinischen Bakteriologen von Bedeutung ist. Nun hat man vor einiger Zeit aus dem Darmkanal des Menschen einen Spaltpilz isoliert und aus Gründen, die gleich ersichtlich werden, *Bacterium*

coli mutabile getauft, einen Spaltpilz, der sozusagen die Mitte zwischen *coli* und *typhi* hält. Der Körpergestalt nach gleicht er dem *Bacterium coli*, ist aber unbeweglich. Säet man diesen nun aus in milchzuckerhaltige Nährlösungen, z. B. in sterilisierte Kuhmilch, so greift er zwar nicht sofort, aber doch nach einiger Zeit den Milchzucker unter Säuerung der Milch an, unterscheidet sich darin von *Bacterium coli*, das sofort den Milchzucker zersetzt, und von *Bact. typhi*, das es überhaupt nicht tut. *B. coli mutabile* bequemt sich m. a. W. erst nach einiger Zeit der Zersetzung und Verarbeitung des Milchzuckers an; aus *B. coli mutabile* ist dann *B. mutatum* geworden, wie man die abgeänderte Form neuerdings zu benennen vorschlägt. Säet man nun *B. mutatum* in neue milchzuckerhaltige Lösungen ein, so greift es nunmehr diesen Zucker unter Säurebildung sofort an, ohne daß wiederum allmähliche Angewöhnung notwendig wäre, und diese Befähigung zur Milchzuckerzersetzung bleibt dauernd erhalten, gleichgültig, auf welchen Substraten man es weiter züchtet.

Interessant ist es nun, daß man durch Abänderung der Versuchsanstellung nachweisen kann, daß nicht alle Zellen einer Kultur des *B. coli mutabile* gleichzeitig die neue Befähigung sich aneignen, und auf diese Weise ist die in Rede stehende Mutation zuerst beobachtet worden.[1]) Wenn man nämlich diesen Spaltpilz statt in flüssige Nährlösungen auf Agarplatten aussät, die neben anderen Nährstoffen, nämlich Nährsalzen und Pepton, Milchzucker enthalten und denen man außerdem Lackmus zugefügt hat, damit die etwaige Säuerung durch Farbenumschlag sich bemerkbar macht, so sieht man, daß in der ersten Zeit die Bakterien ohne Säuerung des Bodens heranwachsen, daß sich aber sehr bald in den primären Kolonien sekundäre (S. 67) bilden, und diese sekundären Kolonien bestehen nun aus physiologisch abgeänderten Zellen, welche die Befähigung erworben haben, den Milchzucker unter Säurebildung anzugreifen. Impft man nun von diesen sekundären Kolonien, den sog. „Knöpfen", ab, so zeigt sich, daß deren Deszendenten, wie das nach dem soeben geschilderten Versuch, in welchem Milch als Nährlösung diente, zu erwarten war, die Befähigung zur sofortigen Zersetzung des Milchzuckers haben, in dieser Hinsicht sich also von *B. coli* nicht mehr unterscheiden und daß sie diese Befähigung dauernd bewahren, gleichgültig auf welchen Substraten man sie nun weiter züchtet. Sobald man sie wieder auf milchzuckerhaltigen Agar aussät, bilden sie nicht erst wieder sekundäre Kolonien, sondern ihre primären greifen

1) Massini, R., Arch. f. Hyg. 1907, Bd. 61, S. 250. Vgl. auch Burk, A., med. Diss., Kiel 1908.

sofort den Milchzucker an, umgeben sich darum auf lackmushaltigem Agar sofort mit einem roten Hof. Würde man nicht von den Knöpfen, sondern von andern Stellen der Kolonien abimpfen, so würden sich zunächst wieder Kolonien bilden, die den Milchzucker nicht angreifen, vielmehr nach einiger Zeit Knöpfe bilden. Der geschilderte Versuch gelingt dann gut, wenn man das *B. coli mutabile* in Form von Riesenkolonien (S. 69) auf den Agar überträgt, wenn also von Anfang an die Zellen sehr dicht gelagert sind.

Aus dem *B. coli mutabile* spalten sich also bei Zucht auf milchzuckerhaltigen Böden, und zwar nur auf diesen, dauernd Zellen ab, die die Befähigung zur Milchzuckerzersetzung erlangen und nicht wieder verlieren. Ganz vereinzelte Rückschläge sollen allerdings unter der Deszendenz des *B. mutatum* vorkommen. Das Interessante an diesen Beobachtungen in biologischer Beziehung liegt nun offenbar darin, daß es gelingt, einer Art eine fortschrittliche Veränderung aufzuzwingen, sie eine Eigenschaft erwerben und vererben zu lassen, die ihr im Kampf ums Dasein zweifellos von Nutzen sein kann.

Etwas[1]) später wurde ermittelt, daß man aus Gras, aus Rinderkot usw. ein Bakterium herauszüchten kann, welches der Gestalt nach wiederum dem *B. coli* außerordentlich ähnlich ist, sich aber folgendermaßen verhält: läßt man rohrzuckerhaltigen Nähragar, in welchem Keime der genannten Form eingeimpft sind, derart erstarren, daß die eingeimpften Keime, gleichmäßig verteilt, suspendiert bleiben (d. h. sich nicht zu Boden setzen, legt man also sog. „Schüttelkulturen“ in rohrzuckerhaltigem Nähragar an), so wachsen Kolonien zunächst nur an der Oberfläche des Agars, in der Tiefe wächst nichts, offenbar weil bei Sauerstoffausschluß Rohrzucker das Wachstum nicht zu unterhalten vermag; bietet man statt Rohrzucker Malz- oder Traubenzucker, so findet Wachstum und Gasbildung auch in der Tiefe des Agars statt. Die letztgenannten Kohlehydrate vermögen also das Wachstum auch ohne Sauerstoff zu unterhalten. Beobachtet man nun aber die rohrzuckerhaltigen Agarkulturen eine Zeitlang, so sieht man, daß etwa am vierten Tage von den außerordentlich vielen im Innern des Agars verteilten Keimen eine geringe Zahl nachträglich zu Kolonien heranwachsen, daß also offenbar einige der Zellen im Laufe der Zeit die Befähigung erhalten, sich den Rohrzucker behufs Wachstums im sauerstoffreien Raume nutzbar zu machen. Der weitaus größte Teil der Zellen erlangt aber bei der eben genannten Versuchsanordnung diese Befähigung nicht. Die vorliegende Art wird von ihrem Entdecker als *B. imperfectum* bezeichnet,

1) Burri, R., und Düggeli, M., B. C. I, Or. 1909, Bd. 49, S. 145.

die abgeänderte, an den Rohrzucker angepaßte Deszendenz desselben als *B. perfectum*. Beachtenswert ist noch, daß es nicht gelingt, Zellen des *B. imperfectum* an Milchzucker anzupassen. Es ist weiter darauf hinzuweisen, daß die Umwandlung einzelner Zellen des *B. imperfectum* in solche von *perfectum* viel langsamer vor sich geht als die Umwandlung von Individuen des *B. mutabile* in solche von *B. mutatum*. Im übrigen verhält sich auch *B. perfectum* derart, daß es die einmal erlangte Befähigung zur Rohrzuckerzerlegung dauernd im vollen Umfange beibehält, unabhängig von der Qualität des Nährbodens, auf der man es weiter züchtet.

Nachdem die eben geschilderten, interessanten Entdeckungen gemacht worden waren, tauchten alsbald weitere Fragen auf; zuerst die Frage, warum immer nur ein bestimmter Teil der Deszendenten und ein wie großer die neue Eigenschaft annahm, und die zweite Frage, ob die neue Eigenschaft sprungweise oder allmählich, im Verlauf mehrerer Generationen erworben wird. Antworten auf diese Fragen ergab eine neuere Arbeit über die fraglichen Erscheinungen bei *B. imperfectum*, die einen wesentlichen Fortschritt bedeutet.[1]) Zunächst die Frage nach der Zahl der veränderten Zellen: Sorgt man dafür, so sahen wir, daß in der Rohrzuckeragarschüttelkultur eine große Zahl von Keimen im Agar suspendiert sind, so wandeln sich immer nur wenige um; sorgt man aber, so zeigt sich jetzt, durch gehörige Verdünnung des Aussaatmaterials dafür, daß nur wenige Keime im Agar aufgeschwemmt werden, so ändert sich das Bild: sie wachsen allmählich sämtlich zu Rohrzucker vergährenden Kolonien heran, wenngleich auch unter diesen Umständen sich individuelle Differenzen zeigen und ein Teil der Zellen früher, ein anderer später die Befähigung zur Rohrzuckerverarbeitung erlangt. Wir haben uns also vorzustellen, daß dann, wenn die Zellen sehr dicht gelagert sind, zwar ebenfalls alle die Tendenz haben, sich dem Rohrzucker anzupassen, daß aber nur die zum Ziel gelangen, die sich am meisten „daran halten", während die andern durch die dichte Lagerung, d. h. die Stoffwechselprodukte sich gegenseitig am Wachstum und der damit verbundenen Anpassung an den neuen Nährstoff hindern; man kann vielleicht annehmen, daß sie aus dem ihnen als stickstoffhaltige Nahrung dienenden Pepton Ammoniak frei machen (wir werden später hören, daß dies beim Mangel an geeigneten Kohlehydraten oder anderen Kohlenstoffverbindungen im reichlichen Maß stattfindet), und daß dies Ammoniak die Zellen, die nicht rechtzeitig gelernt haben, aus Rohrzucker Säure zu bilden und so das Ammoniak zu neutralisieren, am weiteren Wachs-

1) Burri, R., B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 321.

tum hindert. Dichte Lagerung ist also Bedingung dafür, daß nur ein Teil der Nachkommen die neue Befähigung erwirbt, und damit stimmt ja auch die Erfahrung, daß zur Erzeugung von „Knöpfen" in Kolonien des *B. coli mutabile* die Anlegung von Riesenkolonien empfehlenswert ist. Alle diese Erfahrungen könnten begreiflicherweise noch erweitert werden, wenn man unter Verwendung abgeänderter Nährböden, schwach sauerer Nährlösungen, Veränderung der Stickstoffquelle u. a. m. weitere Kulturen anlegte. — Eine zweite Frage war die, ob die Veränderung sprungweise erfolgte. Man pflegte diese Frage früher meistens zu bejahen und nahm an, daß von einer Generation auf die andere die neue Eigenschaft sofort im vollen Umfang sich zeigte, derart, daß eine Zelle des *B. imperfectum* die Befähigung zur Rohrzuckerzerlegung noch gar nicht hätte, ihre Tochterzellen aber sofort im vollen Umfang, also sofort zu der Art *B. perfectum* gehörten. Es ist klar, daß die oben genannten Erfahrungen zu dieser Annahme noch nicht berechtigten, sondern nur erkennen ließen, daß die Anpassung in verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgt[1]), und tatsächlich haben Erfahrungen an *B. imperfectum* ergeben, daß die Anpassung zwar in recht kurzer Zeit, aber doch erst im Verlauf vieler Generationen vollkommen erfolgt. Im einem bestimmten Fall war z. B. zu beobachten, daß die Zellen des *B. imperfectum* in einer rohrzuckerhaltigen Nährlösung bei 32° gezüchtet, z. T. schon am zweiten Tag eine gewisse Befähigung zur Rohrzuckerverarbeitung besaßen, daß aber das Maximum dieser Befähigung erst am fünften Tag erreicht war. Diese Versuche haben mit großen technischen Schwierigkeiten zu kämpfen; es wäre sehr dankenswert, wenn sie fortgeführt würden und so die Schlüsse über den Verlauf der Erwerbung dieser neuen Eigenschaft auf einen noch festeren Boden gestellt würden.

Es sind nun noch eine ganze Anzahl weiterer derartiger Fälle von dauernder physiologischer Veränderung beobachtet worden[2]); u. a. gelang es, den Typhuserreger durch Zucht auf Nährböden, welche das Kohlehydrat Rhamnose enthielten, dazu zu bringen, „Knöpfe" zu bilden, deren Zellen diesen Zucker zu verarbeiten vermochten, was *Bact. typhi* bis dahin nicht konnte, und auch hier wurde die einmal erworbene Fähigkeit dauernd festgehalten.[3]) Auch bestimmte Paratyphusbakterien sind

1) Reichenbach, H., B. C. I, Ref. 1909, Bd. 42, S. 58.

2) Müller, Reiner, B. C. I, Ref. 1908, Bd. 42, S. 57. Münchener Med Wochenschr. 1909, Nr. 17. Die Umschau, 1909, S. 400. Deutsche med. Wochenschrift, 1910.

3) Müller, R., B. C. I, Or., 1911, Bd. 58, S. 97. Die Rhamnosemutation beruht vielleicht nicht auf dem Erwerb der Befähigung zur Rhamnosezerlegung, sondern möglicherweise auf einer plötzlich erfolgenden Anpassung an gewisse

geeignete Versuchsobjekte für solche Versuche, und zwar diejenigen, die uns daher schon bekannt sind, daß sie Schleimwallkolonien (S. 210) bilden und typhusähnlich verlaufende Fleischvergiftungen beim Menschen bewirken können. Sie können zunächst Raffinose nicht verarbeiten, zeigen aber bei Kultur auf raffinosehaltigen Nährböden in den zunächst entstehenden primären Riesenkolonien sekundäre Kolonien, deren Zellen die dauernde Befähigung zur Zerlegung dieses Stoffes erworben haben. Hierin unterscheiden sie sich von jenen andern Paratyphusbakterien, die keine Schleimwallbildung zeigen und akute Fleischvergiftungen des Menschen bewirken. Auch eine andere, unter dem Namen *B. Gaertneri* zusammengefaßte Gruppe, welche ebenfalls Ursache von Fleischvergiftungen sein kann, bildet auf Raffinoseagar niemals Knöpfe. Hier liegen also brauchbare Unterscheidungsmerkmale biologisch verwandter Spaltpilzgruppen vor, die auch für den Mediziner von Interesse sind.

Diese letztgenannten Befunde haben nun offenbar auch ein ganz besonderes theoretisches Interesse. Greifen wir nochmals auf *B. mutabile* oder *imperfectum* zurück, so erhebt sich die Frage, ob diese beiden Formen wirklich eine neue Eigenschaft erworben haben, ob nicht vielmehr ihre Aszendenten die Befähigung, Milchzucker zu verarbeiten, früher schon besessen haben, sie ihnen dann im Laufe der Zeit, vielleicht infolge ungünstiger Lebensbedingungen, verloren gegangen ist, und daß sie unter günstigen Kulturbedingungen, die wir ihnen bieten, wieder auftritt. Es würde sich dann nur handeln um die Regeneration einer früheren Befähigung, nicht aber um den Erwerb einer für die betreffende Art gänzlich neuen Eigenschaft. Diese Meinung ist tatsächlich ausgesprochen worden, und insonderheit bei dem aus dem menschlichen Darmtraktus isolierten *B. mutabile* liegt es ja nahe, anzunehmen, daß die ungewohnten Lebensbedingungen im Darm ihn zu einer gewissen Degeneration gebracht haben könnten. Hören wir nun aber, daß die oben genannten Krankheitserreger sich auch an solche Stoffe wie Rhamnose oder Raffinose gewöhnen können, d. h. also Stoffe, von denen man annehmen darf, daß ihre Aszendenten dieselben wohl in der Natur kaum jemals angetroffen haben dürften, so werden wir doch zu der Annahme genötigt, daß es sich hier wirklich um die Erwerbung einer neuen Eigenschaft, welche auch die Ahnen niemals besessen haben, handelt; höchstens könnte man annehmen, daß die Befähigung zur Zerlegung der Raffinose bzw. Rhamnose zufällig auf denselben uns noch unbekannten Eigenschaften des Proto-

hypothetische, wachstumshemmende Stoffe, die in Rhamnoseböden entstehen sollen. Jedenfalls bilden mutierte Zellen ebensowenig wie nicht mutierte Gas oder Säure aus Rhamnose.

plasmas beruhe, wie die Befähigung zur Zerlegung irgendeines andern in der Natur häufigen Kohlehydrates. Um dieser Hypothese eine sichere Grundlage zu verschaffen, wäre es nötig, zu untersuchen, ob die Angewöhnung an irgendein bestimmtes Kohlehydrat gleichzeitig auch die Angewöhnung an irgendein anderes mit sich gebracht hat. Ob z. B., um ein konkretes Beispiel zu nennen, *B. coli mutabile*, sobald man es in *mutatum* übergeführt hat, dadurch nicht nur zur Laktosezersetzung, sondern auch zur Verarbeitung eines oder mehrerer anderer Kohlehydrate, die es bis dahin ebensowenig wie Laktose verarbeiten konnte, befähigt worden ist. Die bisherigen Experimente scheinen nicht für diese Hypothese zu sprechen. Wir können diese Frage hier nur andeuten; dieselben Fragen tauchen ja auf, wenn man sich Gedanken darüber macht, warum auch andere Stoffe, die in der Natur gleichfalls nur selten vorkommen, von so vielen Mikroorganismen zersetzt werden können, dieselben Fragen, die mit so viel Erfolg diskutiert worden sind, als man fand, daß Hefe auch solche Zuckerarten vergärt, die überhaupt nur im Laboratorium dargestellt werden.

Wir erwähnen nun noch einen weiteren Fall derartiger Abänderung: Züchten wir das schon mehrfach genannte *B. paratyphi*, welches typhusähnliche Erkrankung bewirken kann, auf Agar bei Zimmertemperatur, so bildet es, wie auch schon mehrfach erwähnt, schleimige Kolonien. Wartet man aber einige Zeit, so wachsen aus diesen trockene Bakterienhäute heraus, die sich auf der Oberfläche des Agars ausbreiten. Impft man nun von diesen schleimfreien Häuten ab, so findet man, daß nunmehr keine schleimigen Kolonien mehr gebildet werden, daß unsere Form vielmehr von nun an dauernd ohne Schleimbildung wächst, sich also in diesem Merkmal den andern, akute Erkrankungen bewirkenden Paratyphusbakterien annähert. Man hat die Meinung ausgesprochen, daß auch diese Umänderung einen Fortschritt für die Art bedeuten könne, insofern dieselbe nunmehr in der Lage sei, durch ihr weitausgreifendes Wachstum den Nährboden besser auszunützen; ob diese Meinung zutrifft, ist eine andere Frage. Es sei noch besonders betont, daß man in all den eben genannten Versuchen auf das peinlichste darauf geachtet hat, daß keine Verunreinigung der Kulturen durch fremde Arten eintrat. Fast immer ging man bei denselben von einer einzigen Zelle aus. Daß Schleimbildung auch in anderen Fällen, z. B. bei Milchsäurebakterien, ein sehr veränderliches Merkmal ist, haben wir früher schon ausgeführt, die Erfahrungen an den Paratyphusbakterien fordern dazu auf, zu untersuchen, ob und welche Veränderungen des Schleimbildungsvermögens bei Milchsäurebakterien dauernd erhalten bleiben, und umgekehrt auch dazu, ob bei den Paratyphusbakterien der Verlust der

Schleimbildung durch geeignete Kulturbedingungen wieder rückgängig gemacht werden kann. Bis jetzt ist das nicht gelungen.

Wenden wir uns nun der Frage zu, ob es im Bakterienreich auch noch andere dauernd erhalten bleibende Abänderungen gibt, die im Verlust einer Eigenschaft bestehen, und betrachten wir zu diesem Behuf die Frage nach dem Verlust des Sporenbildungsvermögens. Die Fähigkeit, Sporen auszubilden, kann durch verschiedene ungünstige Einflüsse beeinträchtigt werden. So ist u. a. für *Bacillus alvei* bekannt, daß die Fähigkeit zur Sporenbildung bei ihm schwinden kann; er trägt dann ein körniges, offenbar pathologisch verändertes Protoplasma zur Schau. *Bacillus putrificus* und *amylobacter* büßen diese Befähigung durch Zucht auf eiweißreichen Nährböden ein. Auf Kartoffeln, die mit Kreide eingerieben sind, kommen Sporen wieder zum Vorschein. Ein dauernder unwiederbringlicher Verlust hatte hier also nicht stattgefunden. Viel länger bekannt sind ähnliche Untersuchungen an dem Milzbrandbazillus; man kann diesen durch Zucht bei hoher Temperatur ($42^1/_2{}^0$) „asporogen“ machen. Er gewinnt aber die Befähigung zur Sporenbildung wieder, wenn er fürderhin bei günstiger Temperatur weiter gezüchtet wird. Raubt man ihm aber, was gleichfalls gelingt, die Sporenbildung durch Zusatz von Giften, nämlich doppelchromsaurem Kalium, so bleibt er, soviel man weiß, künftig dauernd asporogen, zeigt sich allerdings auch sonst physiologisch geschwächt. Hier liegt also die Veränderung nicht im Erwerb, sondern im Verlust einer Eigenschaft, im Gegensatz zum *B. coli mutabile* verliert *Bacillus anthracis* an Kampfkraft; die Wahrscheinlichkeit, daß auf solche oder ähnliche Weise in der Natur aus sporentragenden Formen sporenlose werden, die konkurrenzfähig bleiben im Kampf ums Dasein, ist gering.

Ein eigenartiger Fall von erblich konstanter Asporogenie wird neuerdings noch bei dem „*Bac. nitroxus*“[1]) beschrieben, einem Sporenbildner aus Gartenerde, der uns später bei Besprechung der Denitrifikationserscheinungen noch begegnen wird. Züchtet man denselben auf Erbsenlaubagar, so verlieren Zellen, die einen sektorförmigen Teil der Kolonie bilden, nach einiger Zeit das Vermögen, Sporen zu bilden, und diese Befähigung kehrt auch später nicht wieder zurück.

Man[2]) hat endlich noch einige weitere, bei der Deszendenz erhalten bleibende Abänderungen im Bakterienreich beobachtet, für welche man die Ursache nicht kennt. So trifft man in Kulturen mancher Arten

1) Beijerinck, M. W., B. C. II, 1910 Bd. 25, S. 30.

2) Barber, H. A., Kansas Univ. scientif. bull. 1907, Bd. 4. Ref. B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 221.

Zellen an, die länger sind als die andern, ferner solche, die mehr die Tendenz haben, zu Fäden aneinandergereiht zu bleiben, kleinere oder größere Sporen (*Bac. megaterium*) zu bilden, die die Beweglichkeit eingebüßt haben usw. Isoliert man solche von der Norm abweichenden Zellen mittels geeigneter Apparate, so zeigen sie sich in ihren Abweichungen erblich konstant. Von *Bact. coli* und *typhi* konnten Sippen mit besonders langgestreckten Zellen, von *coli* unbewegliche Sippen abgeleitet werden. Solche Vorkommnisse sind noch eingehender zu studieren, ehe man sie mit Erfolg theoretisch verwerten kann. Auf die Frage nach der Erblichkeit von Verzweigungen bei Bakterien kommen wir noch zurück.

Wir haben uns nunmehr der Erledigung einiger theoretischer Fragen zuzuwenden. Man hat zunächst darüber gestritten, ob man solchen neuen Formen, die sich nur in einer bestimmten Eigenschaft von den Arten, aus denen sie entstanden sind, unterscheiden, als neue Arten bezeichnen dürfe oder nicht. Wir wollen das als minder wichtig dahingestellt sein lassen; solch ein Streit kann leicht in einen Streit um Worte ausarten. Wichtiger ist es zu fragen, ob man bei Bakterien jene vor unseren Augen auftretenden und dann sofort konstant vererblichen Veränderungen als Mutationen bezeichnen dürfe.

Von Mutationen bei einer höheren Pflanze redet man dann, wenn von vielen Nachkommen einige sich durch bestimmte Eigenschaften von ihren Eltern und Geschwistern unterscheiden und diese Eigenschaften auf ihre Nachkommen ungeschmälert vererben. Es kann sich dabei z. B. darum handeln, daß unter den Nachkommen einer Pflanze mit geteilten Blättern sich plötzlich einige mit ungeteilten Blättern finden, oder daß ein gewisser Prozentsatz der Deszendenz plötzlich anders gefärbte Blüten besitzt, als sie die Art bis dahin zeigte. Hierbei ist natürlich stets vorausgesetzt, daß es sich um Abänderungen innerhalb einer reinen Linie handelt. Die Ursache derartiger Mutationen bei höheren Pflanzen ist unbekannt. Nur können sie nicht darauf beruhen, daß die abgeänderten Nachkommen durch besondere Lebensbedingungen zu dieser Abänderung gebracht worden sind, denn man hat natürlich dafür gesorgt, daß sämtliche Nachkommen, sowohl mutierte als nicht mutierte, unter denselben äußeren Bedingungen aufwachsen. Vielmehr müssen diejenigen Samen, aus denen abgeänderte Nachkommen herankeimen, einen Unterschied gegenüber den anderen schon in sich tragen. Es sind innere Ursachen unbekannter Natur, welche die Mutation höherer Pflanzen bedingen. Solche Mutationen können für das Bestehen der Mutanten nützlich, gleichgültig oder schädlich sein. Im letzteren Falle werden die Mutanten vom Kampf ums Dasein ausgejätet und verschwinden wie-

der, im ersten Fall werden sie Fuß fassen und die andern nicht mutierten unter Umständen verdrängen können.

Wodurch unterscheiden sich nun die Bakterienmutationen von denen höherer Pflanzen und worin gleichen sie ihnen? Die Frage kann nicht mit zwei Worten abgetan werden, weil die Mutationen bei Bakterien selbst, soweit wir sie klar beurteilen können, nicht gleichartig sind. Am nächsten stehen den Mutationen höherer Pflanzen offenbar jene Fälle, in welchen innerhalb einer Kultur plötzlich ohne ersichtlichen Grund Zellen von abweichender Größe auftreten und diese Größenabweichung auf ihre Nachkommen vererben, oder in denen sich einige Zellen plötzlich unbeweglich zeigen und gleichfalls Stammväter einer unbeweglichen Sippe werden. Leider sind eben diese interessanten Fälle von Mutationen noch zu wenig genau bekannt.

Andere Fälle von Bakterienmutationen, z. B. die Farbenmutationen bei *B. prodigiosum*, unterscheiden sich von denen höherer Gewächse wesentlich in dem einen Punkte, daß infolge Zucht unter bestimmten äußeren Bedingungen einige Zellen zur Mutation schreiten. Wenn dabei nicht alle Zellen mutieren, so ist das wahrscheinlich hier gleichfalls auf innere Ursachen zurückzuführen, auf Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit der überimpften Zellen; man könnte sich z. B. vorstellen, daß nur Zellen von ganz bestimmtem Entwicklungszustand, z. B. nur solche, die eben in einem bestimmten Teilungsstadium begriffen sind, wenn sie auf gifthaltige Nährböden übertragen werden, derart reagieren, daß sie anders gefärbte Stoffe produzieren. Doch weiß man darüber noch gar nichts Sicheres. Auffallend bleibt auch dann immer noch die verhältnismäßig geringe Zahl von Mutanten. Noch einen Schritt weiter von den Mutationen höherer Pflanzen entfernen sich die Umwandlungen bei *B. coli mutabile* und die damit verwandten Fälle. Auch hier bewirken wir, wie bei *B. prodigiosum*, Mutation durch äußere Beeinflussung. Es handelt sich aber dabei gleichzeitig um direkte Anpassungen: Der Stoff, z. B. Milchzucker, dessen Zusatz die Veränderung bewirkt, ist derselbe, an welchen die Anpassung erfolgt. Man kann von funktioneller Anpassung reden. Ein weiterer Unterschied gegenüber Mutationen bei höheren Pflanzen ist der, daß es sich um Veränderung physiologischer Merkmale handelt, ferner der weitere, daß es gelingt, bei geeigneter Leitung der Versuche sämtliche Deszendenten nicht nur einen bestimmten Prozentsatz zur Mutation zu veranlassen. Dieser letztere Unterschied wiegt aber nicht allzu schwer, weil ja auch dann, wenn sämtliche Deszendenten innerhalb einer Bakterienkultur sich verändern, eine individuelle Differenz zwischen denselben, die wahrscheinlich auf innere Ursachen zurückzuführen ist, sich bemerkbar macht. Schließlich hat man noch

einen Unterschied zwischen diesen Bakterienmutationen und denen höher organisierter Wesen darin gefunden, daß erstere nicht von einer Generation zur andern sofort im vollen Umfang auftreten, wie die letzteren; es wäre aber wohl zuviel verlangt, auch in diesem Punkte volle Übereinstimmung zu erreichen, da eben bei Bakterien der Begriff Generation mit Zelle sich deckt, während bei höheren Wesen die Generation aus Millionen von Zellen besteht, d. h. unzählig viele Zellteilungen im Verlauf einer Generation erfolgen, und auch sonst grundverschieden ist von der Bakteriengeneration, wo jede Zellteilung eine neue „Generation" einleitet.— Endlich die Bakterienmutationen, die wir als Asporogenie bezeichnen, wie gesagt z. B. bei dem Milzbranderreger durch Giftzusatz zu erzielen, und der Verlust der Schleimbildung bei *B. paratyphi*: Hier tritt im Gegensatz zur echten Mutation keine neue Eigenschaft durch künstliche Beeinflussung auf, es handelt sich sozusagen um eine negative Mutation. In funktioneller Hinsicht ist die Asporogenie geradezu das Gegenstück zur Mutation des *B. coli mutabile*; wollte man von Anpassung reden, so dürfte man das offenbar nur dann tun, wenn durch Gifte nicht Asporogenie erblich erzeugt würde, sondern das gerade Gegenteil, wenn die Befähigung zur Bildung von Sporen, die gegen Gifte widerstandsfähiger sind als die vegetative Zelle, durch Giftzusatz erworben würde.

So sehen wir denn, daß die meisten Mutationen bei Bakterien sich von den klassischen Mutationen mehr oder minder unterscheiden, und können hinzufügen, daß das bei der grundverschiedenen Organisation von Bakterien und höheren Pflanzen gar nicht anders denkbar ist. Ein einigendes Band aber umschließt alle diese Erscheinungen: es handelt sich um Abweichungen, die in meßbarer Zeit vor unseren Augen entstehen und konstant vererblich sind. Jedenfalls ist es noch nicht an der Zeit, die Frage zu erörtern, ob man die Vorgänge, die wir oben als Bakterienmutationen bezeichneten und zusammenfaßten, wegen ihrer Unterschiedlichkeit auch mit besonderem Namen belegen und verschiedenen Begriffen unterordnen soll.

Noch eine andere Frage nomenklatorischer Art: Man hat die Umänderung des *B. coli mutabile* in *mutatum* auch als eine Vererbung erworbener Eigenschaften bezeichnet. Was ist das? Ein altes Schlagwort, das für Vererbungserscheinungen der höheren Wesen geprägt wurde. Bei diesen ist nun die Vererbung, wenigstens die Vererbung im engeren Sinne, ein ungleich viel komplizierterer Vorgang als bei den Bakterien. Während bei den Bakterien dieselben Zellen, welche neue Eigenschaften erlangen, diese auch selbst auf ihre Nachkommen übertragen, besteht die Vererbung erworbener Eigenschaften bei höheren Wesen darin, daß die einen Zellen, und zwar die sog. somatischen, welche den Körper

aufbauen, durch die Außenwelt beeinflußt, neue Eigenschaften erwerben, während ganz andere Zellen, nämlich die Geschlechtszellen, diese Eigenschaft auf die Nachkommen übermitteln müßten, und die alte Streitfrage ist eben die, ob eine derartige Beeinflussung der Geschlechtszellen durch die Körperzellen möglich sei oder nicht.

Wenn man also nach dem Wortlaut auch dazu berechtigt ist, in jenen experimentell erzeugten Mutationen bei Bakterien eine Vererbung erworbener Eigenschaften zu erblicken, so darf man dabei doch nicht vergessen, wieviel komplizierter der Vorgang bei höheren Organismen ist, um welche der Streit um die Vererbbarkeit solcher Eigenschaften entbrannt ist; möglichst vorsichtige Verwendung solcher Schlagworte ist darum zu empfehlen, damit kein sensationeller Beigeschmack entsteht.

Diese Erwägung führt uns aber zur Frage, ob wir nicht bei Bakterien in Zukunft erreichen könnten, daß neue Eigenschaften durch Beeinflussung der gewöhnlichen vegetativen Zellen von diesen erworben und durch andere der Fortpflanzung oder Erhaltung dienende Zellen vererbt werden; das wäre tatsächlich der Fall, wenn es gelänge, den vegetativen Zellen sporentragender Bakterien eine neue Eigenschaft aufzuzwingen und diese dann durch die Sporen auf die Nachkommen übertragen zu lassen. Ernährungsphysiologische „Mutationen" sind bis jetzt nur bei Spaltpilzen ohne Befähigung zur Sporenbildung gesucht und gefunden worden. Doch finden wir die Angabe, daß bei einigen Arten die durch geeignete Züchtung unterdrückte Gift- oder Farbstoffproduktion auch bei der Fortpflanzung durch Sporen unterdrückt bleibt.[1])

Hier ist nun der Ort, auf einen ganz sonderbaren Fall von Formveränderung der Nachkommen hinzuweisen, die auch mit physiologischen Veränderungen verbunden ist. Schon seit langer Zeit hat man[2]) gelegentlich beobachtet, daß Bazillen (*B. tumescens*[2]), *luteus*[3])) ihre Teilungsgröße herabsetzen und in kokkenartige Bildungen zerfallen (Abb. 70). *Bacillus amylobacter*[4]) (*Clostrid. pasteurianum*) schnürt unter gewissen Bedingungen von seinen stäbchenförmigen Zellen kleine kokkenähnliche Gebilde ab. Man faßte dies als eine Absterbeerscheinung auf, die z. B. bei ungünstiger Temperatur auftritt. Die neuerdings erfolgte Bearbeitung des Falles hat nun aber ergeben, daß diese kokkenartigen Bruchstücke des *Amylobacter* sich bei Übertragung auf neue Nährböden vermehren und Kolonien aus typischen Kugelbakterien bilden.[5])

1) Pfeffer, W., Physiologie, Bd. 2, S. 243.
2) Koch, A., Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 316.
3) Garbowski, L., B. C. II, 1907/8, Bd. 19 u. 20.
4) Winogradsky, S., B. C. II, 1902, Bd. 9, S. 43.
5) Bredemann, G., B. C. II, 1908, Bd. 22, S. 44.

Diese Kugelbakterien sind vom *Amylobacter* in physiologischer Beziehung dadurch unterschieden, daß sie in ihren Zellen kein Iogen ausbilden, daß sie keine Buttersäuregärung unterhalten und daß sie mehr Sauerstoff verlangen. Wenn dieser Fall der Abspaltung von kugelförmigen aus stäbchenförmigen Bakterien nicht von glaubwürdiger Seite mitgeteilt wäre, würde man ihn jenen erblichen Veränderungen zur Seite stellen, die sehr häufig vorkamen, aber nur in der Phantasie derer, die sie zuerst verkündeten. So aber müssen wir der weiteren Bearbeitung dieses ganz eigenartigen Falles mit Spannung entgegensehen. Was diese nun auch ergeben möge, soviel ist sicher, daß er niemals Wasser liefern wird auf die Mühle derjenigen, welche die Artunterscheidung bei Bakterien für untunlich halten; im Gegenteil wird auch er Veranlassung sein, daß man lernt, die Artgrenzen schärfer und schärfer zu ziehen.

Abb. 70.
Bacillus luteus.
Links: Keimstäbchen in Teilung. Rechts: Krankhafte Entwicklung. Zerfall in „Kokken".
Nach Garbowski.

So sehen wir denn, daß unter den Problemen, welche die Bakteriologie uns bietet, nicht an letzter Stelle das der experimentellen Artbildung steht, und wenn auch zu diesem Zweck Experimentieren mit höheren Gewächsen, die durch den größeren Reichtum an Merkmalen, deren Summe den Artbegriff ausmacht, ausgezeichnet sind, verlockender erscheinen könnte, so haben doch Bakterien wie andere Kleinlebewesen den Vorzug vor jenen, daß sie in viel kürzerer Zeit unzählige „Generationen" durchlaufen, die Nachwirkung früherer, dem Experimentator nicht oder ungenügend bekannter Lebensbedingungen somit weit schneller abstreifen. Und wenn des weiteren im Verfolgen solcher Fragen dem Bakteriologen versagt ist und vielleicht auf die Dauer versagt sein wird, den Schleier zu lüften, der das Wesen der Geschlechtlichkeit verhüllt, so hat er doch den Vorteil, daß Versuche mit reinem Blut an seinen Versuchsobjekten meistens leichter anzustellen sein werden als an solchen, die die Natur mit Geschlechtlichkeit ausgestattet hat.

* * *

Nachdem wir nun einige, und wie wir hoffen, wenigstens die allerwichtigsten Erfahrungstatsachen zusammengestellt haben, die wir als erste schwache Anfänge einer experimentellen Arterzeugung bei Spaltpilzen bezeichnen dürfen, wollen wir nunmehr einen kurzen Blick werfen auf die uns vorliegenden spekulativen Bestrebungen, einen Bakterien-

stammbaum zu konstruieren, und untersuchen, was uns von diesen als annehmbar erscheint. Solche Spekulationen sind neben den Experimenten natürlich alles andere als überflüssig; einmal regen sie die Experimentaluntersuchung mächtig an, sodann ist im Auge zu behalten, daß stets unbekannt bleiben wird, ob nicht im Laufe der unvorstellbaren langen Zeiträume, während deren Bakterien schon unsern Planeten bevölkerten, die Entstehung der Arten auseinander auf verschiedene und z. T. ganz andere Weise vor sich gegangen ist, als wir sie heutigen Tages beobachten.

Zunächst wird man, glaube ich, unbedingt daran festhalten müssen, daß die Bakterien, wie wir sie fassen, stammesgeschichtlich keine einheitliche Gruppe sind. *Beggiatoa*, *Micrococcus* und *Myxococcus* haben ja eigentlich nichts weiter miteinander gemein, als daß sie rücksichtlich ihrer Zellteilung „Spalt"pilze sind, sonst aber weichen sie so sehr voneinander ab, daß wir zur Ansicht gedrängt werden, jede dieser Gattungen sei mit manchen, heutigen Tages nicht zu den Bakterien gerechneten Wesen fast ebenso nahe verwandt als sie selbst miteinander.

Hält man sich aber an die echten Bakterien im engeren Sinne, so darf man — zweifelhaft ist das natürlich auch — vielleicht von diesen annehmen, daß sie stammesgeschichtlich einheitlich „monophyletisch" sich entwickelt haben, etwa derart, daß von den Kugelbakterien, als den äußerlich einfachsten einerseits die Stäbchen, anderseits die Schraubenbakterien abzuleiten sind. Nach diesen beiden Richtungen hätten sich also die Kugelbakterien entwickelt und „vervollkommnet"; warum ein Teil der Kokken allerdings auf dem ursprünglichen Zustand stehen geblieben ist, muß dabei zweifelhaft bleiben. An die Stäbchenbakterien könnten sich nach oben vielleicht einige Fadenbakterien anschließen, nämlich solche, die mit Rücksicht auf Zellenbau, Bewegungsweise usw. den Haplobakterien möglichst ähnlich sind, z. B. *Cladothrix*. Wenn wir aber derartige Ableitungen schon früher (S. 199) als zweifelhaft bezeichnet haben, so hat dies seinen Grund vor allem darin, daß sie sich notgedrungen auf die äußere Körperform stützen; auch können rückschrittliche Phasen anzunehmen sein, und Kokken wären vielleicht z. T. von komplizierteren Formen abzuleiten. Beobachtungen wie die oben genannte an *Amylobacter* sprechen ja für solche Möglichkeit.

Auch sonst sind viele Möglichkeiten nicht auszuschließen und hierher gehörige Fragen nicht schlüssig zu beantworten; lediglich um eine Vorstellung davon zu geben, in welcher Richtung sich die Spekulation von heutzutage bewegt, führen wir folgendes noch an:

Man hat gefragt: Sind innerhalb der Familien der Stäbchen- und Kugelbakterien die beweglichen oder die unbeweglichen die abgeleiteten?

und die einen Forscher vertreten die Ansicht, daß die beweglichen Formen eine höher entwickelte Stufe seien und von unbeweglichen abstammen, andere wiederum vertreten die gegenteilige Meinung, halten die Urbakterien für bewegliche Meeresbewohner[1]) und glauben, daß sich aus diesen die unbeweglichen in Anpassung an nahrungsreiche Standorte herausgebildet hätten. So wird z. B. die Unbeweglichkeit der Milchsäurebakterien erklärt. Eine andere Frage lautet: Sind sporentragende oder sporenfreie Bakterien die älteren? und auch diese Frage wird verschieden beantwortet. Die einen Forscher halten die sporenlosen Arten für eine fixierte Jugendform der sporentragenden, d. h. für Formen, die auf jugendlichem Standpunkt, auf welchem noch keine Sporen gebildet werden, dauernd stehen geblieben seien. Andere glauben im Anschluß an die oben erwähnten Versuche über Asporogenie, daß die Sache umgekehrt liege, Sporenfreie (Bacterium) also die Ahnen von Sporentragenden (Bacillus) seien. Wie ungleich viel wertvoller als solche Spekulationen das einfachste Experiment ist, das aus beweglichen unbewegliche Formen züchtet oder umgekehrt, braucht beim heutigen Stand unserer Forschung nicht erst betont zu werden.

Auch auf physiologischer Grundlage hat man stammesgeschichtliche Fragen zu lösen gesucht und ausgeführt, daß als Urbakterien diejenigen, welche möglichst geringe Ansprüche an die Ernährung machen, zu betrachten seien, d. h. also Kohlensäure assimilierende Formen, die ohne Zufuhr organischer Stoffe (S. 48) leben können. Aus diesen sollen sich dann solche, die Pflanzenkost bevorzugen, entwickelt haben und diesen endlich Bakterien gefolgt sein, welche auf tierische Produkte angewiesen sind. Derartige Überlegungen sind natürlich geeignet, jene auf morphologische Merkmale gegründeten Stammbäume vollkommen zu entwurzeln, sind aber schwach fundiert. Soviel ist ja natürlich ganz sicher, daß Harn oder Milch von Bakterien nicht zersetzt werden konnten, ehe Tiere auf Erden vorhanden waren, alles andere ist aber hypothetisch. Wir kommen auf diese Fragen noch zurück, wenn wir die Kohlensäure assimilierenden Spaltpilze später genauer besprechen.

Weiter kommt man auf dem schwierigen Gebiet der Verwandtschaftslehre nun, wenn man, wie wir das ja immer schon getan haben, die Bakterien in mehrere Gruppen teilt, die ihrerseits zwar aus nahe verwandten Arten bestehen, unter sich aber nicht allzu nahe verwandt sein dürften, und nun fragt, ob man andere niedere Wesen kennt, die so viele verwandtschaftliche Züge mit den Vertretern dieser Gruppen tragen, daß man sie ihnen nahestellen darf.

1) Z. B. Jensen, O., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 305.

Seit alters werden nun die Spaltalgen, jene uns schon bekannten blaugrünen Algen, mit den Spaltpilzen als Spaltpflanzen (Schizophyten) zusammengefaßt, und zwär darum, weil bei beiden die Zellteilung eine Spaltung ist. Und es darf wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß einige Bakterien, wenngleich nicht alle, nahe Verwandte unter jenen Algen haben. So gibt es rundzellige, häufig in Gallerte eingebettete oder zu Zellfamilien vereinigte blaugrüne Algen, die man wohl, ohne sich zu täuschen, als Parallelgruppe zu Kugelbakterien betrachten darf. Immerhin ist doch zu betonen, daß Geißeln bei diesen rundzelligen Spaltalgen nie nachgewiesen worden sind. Ähnliches gilt von bestimmten stäbchenförmigen, blaugrünen Algen, die vielleicht mit Bacterium in unserer Fassung verwandt sein dürften. Ja auch Spirillen mit blaugrüner Farbe sind gefunden worden, sogar mit Geißeln versehen, die diesen Algen sonst fehlen. Freilich kann man zweifelhaft sein, ob solch begeißeltes blaugrünes Spirillum seinerseits mit den andern blaugrünen Algen sehr nahe verwandt ist. Was aber dem unbefangenen Beobachter ganz unbedingt auffallen muß, ist die große Ähnlichkeit zwischen bestimmten Fadenbakterien und bestimmten fadenförmigen Spaltalgen. Hier wie dort treffen wir, abgesehen von der ähnlichen äußeren Zellform, Fäden von Zellen, die durch Scheiden zusammengehalten werden, welche Scheiden entweder ziemlich dick, wie bei *Leptothrix*, sind oder als dünnes, gemeinsames Häutchen, wie bei *Beggiatoa*, entwickelt sind. Auch gleitende Verzweigung ist zu beobachten. Allerdings gilt auch hier, daß man die Bildung von begeißelten Schwärmsporen (wie bei *Clado-thrix*), also die Organe der Eigenbewegung, welche den echten Spaltpilz, falls er überhaupt beweglich ist, charakterisieren, vermißt. Statt dessen findet man jene kriechende, pendelnde Bewegung, welche wir bei *Thiothrix* und *Beggiatoa* angetroffen haben, und diese Formen, die wir als Anhang an die echten Fadenbakterien hingestellt haben, dürften wohl ohne Zweifel blaugrünen Fadenalgen sehr nahe stehen. Welche die ursprünglicheren sind, die farblosen Bakterien oder die gefärbten Algen, darüber kann man nach Herzenslust disputieren, da nichts Sicheres darüber ausgesagt werden kann. — Man hat auch geglaubt, daß, abgesehen von der Zellgestalt und der Zellteilungsweise, noch ein gemeinsames Band die Bakterien und Spaltalgen umschlinge: der Mangel eines Zellkerns. Wie wir oben gesehen haben, ist aber diese Frage heutigen Tages noch zu zweifelhaft, als daß man sie mit heranziehen könnte. Wir erinnern nur nochmals daran, daß die blaugrünen Algen dadurch ausgezeichnet sind, daß ihr Protoplasma in einen farblosen Zentralkörper und eine blaugrün gefärbte Rindenschicht gegliedert ist, daß manche Forscher den Zentralkörper für ein Äquivalent des Zellkerns halten und

(fälschlich) glauben, auch bei Bakterien einen Zentralkörper beobachtet zu haben, oder sogar den ganzen Inhalt der Bakterienzelle für einen Zentralkörper (d. h. Zellkern) halten (S. 26).

Wenn wir uns also mit einer gewissen Eleganz darüber hinwegsetzen können, daß die Bewegungsweise, wo sie vorkommt, bei Bakterien und Spaltalgen, in den meisten Fällen eine ganz verschiedene ist, so können wir wohl sagen, daß wir Beziehungen zwischen Kugelbakterien, einigen Stäbchen und Fadenbakterien und entsprechend gebauten, aber mit blaugrüner Rindenschicht des Protoplasmas versehenen Spaltalgen konstruieren können. Zweifellos kommen aber hier die endosporen Bakterien, die wichtige Gattung *Bacillus* zu kurz, denn Endosporen gibt es bei den Spaltalgen nicht, und so erhebt sich die Frage, ob die Gattung *Bacillus* allein auf der Welt steht oder ob wir sie irgendwo anschließen können. Da haben schon früher manche Botaniker[1]) darauf hingewiesen, daß mit Rücksicht auf die Begeißelung die Flagellaten mit den beweglichen Bakterien Ähnlichkeit zeigen, die vielleicht als Blutsverwandtschaft gedeutet werden könne, und zumal von zoologischer Seite wird neuerdings die Anschauung vertreten, daß sich die Flagellaten aus Bakterien herausgebildet haben möchten, um ihrerseits die Stammeltern weiter entwickelter, niederer Tiere (Protozoen[2])) zu werden. Auch sind ja bestimmte Flagellaten mit Endosporen versehen (vgl. S. 20), was als weitere Stütze dieser Auffassung angesehen werden darf. Über dieser Ähnlichkeit darf man aber auch die große Verschiedenheit nicht vergessen: die Flagellaten haben nackte Zellen, die sich teilen, indem sie sich längs durchschnüren; so wäre es möglich, daß jene Ähnlichkeit zwischen Bazillen und Flagellaten doch nur eine ganz äußerliche, in stammesgeschichtlicher Beziehung bedeutungslose wäre.

Da aber nun die Bakterien consensu omnium Pilze sind, liegt offenbar nichts näher, als nach dieser Seite hin Verwandte von ihnen zu suchen; es ist ja klar, daß jegliche Verwandtschaft nach verschiedenen Seiten geht, und daß Verwandtschaft mit Algen oder Flagellaten eine solche mit Pilzen natürlich gar nicht auszuschließen brauchte. Wir haben nun schon oben gehört, daß man zweifellos mit Recht die Mykobakterien und die Actinomyceten für nahe verwandt hält mit höheren Pilzen, die ein sprossend verzweigtes Zellfadenwerk als Körper ausbilden. Und wenn man an die Reihe: Höhere Pilze, Actinomyceten, Mykobakterien endlich echte Bakterien anschließt, so ist der Anschluß zwischen

1) Anton de Bary; Alfr. Fischer; vgl. auch Klein, L., Ber. d. d. bot. Ges. 1889, Bd. 7, S. 57.

2) Doflein, Protozoenkunde.

hoch entwickelten Pilzen und Spaltpilzen erreicht. Ob man diese Reihe als vor- oder rückläufig ansieht, ob man also Bakterien als Vorläufer der Pilze oder als herabgekommene Sprößlinge derselben ansieht, bleibt zunächst Geschmacksache; man könnte auch für einen Teil der Bakterien dies, für einen andern jenes annehmen. Wir erinnern hier noch daran, daß ein Forscher aus gewissen Erscheinungen bei der Sporenbildung von *Bac. Bütschlii* und andern auf eine im Schwinden begriffene Geschlechtlichkeit der Bakterien, also darauf, daß diese eine in rückschrittlicher Entwicklung begriffene Sippe sein könnten, geschlossen hat.

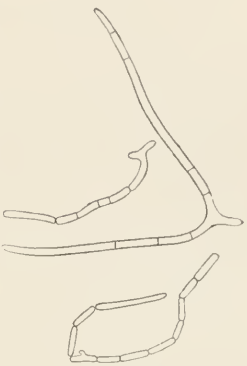


Abb. 71.
Bac. cohaerens.
Verzweigte Zellfäden.
Nach A. Meyer.

Während wir die Frage, an welche höheren Pilze die Bakterien anzuschließen wären, noch gar nicht erörtert haben, müssen wir uns nun der Ansicht eines Forschers[1]) zuwenden, der mit großer Energie die Meinung verficht, daß die Bakterien, insonderheit *Bacillus* und *Bacterium*, sich mit der Reihe der Schlauchpilze oder Ascomyceten (S. 26) aus einer gemeinsamen Wurzel heraus entwickelt haben, und zwar derart, daß die Schlauchpilze mit ihrer teilweise mächtigen Körperausbildung und ihren hoch organisierten Früchten, den Schlauchfrüchten, eine höhere Entwicklungsrichtung aus jener hypothetischen Wurzel in Anpassung an das Landleben, die Bakterien aber eine zwar auch fortschreitende Entwicklung, aber doch von weniger hohem Flug in Anpassung an das Wasserleben genommen haben. Die Hauptgründe, die für diese Verwandtschaft ins Feld geführt werden, sind die folgenden: Die Endosporenbildung wird verglichen mit der Schlauchsporenbildung der Ascomyceten; in beiden Fällen werden die Sporen oder wird die Spore im Innern der Mutterzelle gebildet, und zwar insofern in gleicher Weise, als das Protoplasma der Mutterzelle nicht ganz in der Sporenbildung aufgeht. Jene Verzweigungen, welche die Bakterien manchmal zeigen, werden nicht für Involutionsformen gehalten, sondern für Rückschlagserscheinungen nach der Organisation jener gemeinsamen Ahnen, die ein verzweigtes Myzel gehabt haben sollen. Diese Deutung der Verzweigung gründet sich vorwiegend auf eine Beobachtung, die z. B. am *Bac. cohaerens*[2]) gemacht wurde: daß die Verzweigung plötzlich, scheinbar ohne äußere Veran-

1) Meyer, A., Flora, 1899, Bd. 86, S. 428.
2) Meyer, A., B. C. I, 1901, Bd. 30, S. 49.

lassung in einer Kultur auftrat und sich dann bis zu einem gewissen Grad erblich erhielt, auch in jugendlichen Kulturen sich zeigte, die keinen Grund zum Auftreten von Involutionsformen boten (Abb. 71).

Dieselbe Anschauung nimmt dann konsequenterweise weiter an, daß die phylogenetisch primäre Ausbildung des Körpers von *Bacillus* der Zellfaden sei, der mit fortschreitender Anpassung ans Wasserleben mehr und mehr dazu neigt, in die Einzelzellen zu zerfallen und zu schwärmen. Solcher Zerfall in Einzelzellen, Oidien, wie man sie nennt, ist bei den Fäden höherer Pilze eine häufige Erscheinung; Geißeln sind aber bei Ascomyceten nicht nachgewiesen, die Anschauung, über die wir hier berichten, muß also die Geißeln als eine den Bakterien eigene Neubildung, wohl verständlich durch deren Anpassung ans Wasserleben, auffassen. Die Gattung *Bacterium* wird für die „fixierte Jugendform" von *Bacillus* gehalten, die es noch nicht zur Sporenbildung bringt (s. oben S. 242). Endlich ist darauf hinzuweisen, daß der Autor, der diese Verwandtschaft zwischen Bakterien und Schlauchpilzen verficht, gleichzeitig der energischste Verfechter der Anschauung ist, daß die Bakterienzellen echte Zellkerne haben, worin eine weitere Ähnlichkeit zwischen den Zellen beider Pilzreihen liegen würde.

Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Myxobakterien, von denen soeben noch nicht die Rede gewesen ist, vergleiche man die Ausführungen auf S. 201.

Wir schließen diese phylogenetischen Spekulationen, indem wir zum Schluß noch darauf hinweisen, daß man wegen ähnlicher Zellgestalt nicht nur mit blaugrünen, sondern auch mit den gewöhnlichen grünen Algen, die dasselbe Chlorophyllgrün besitzen wie höhere Gewächse, die Bakterienzelle vergleichen und in verwandtschaftliche Beziehungen bringen könnte. Zumal jene, des eingehenden Studiums noch nie gewürdigten grünen Bakterien, Stäbchen- und Kokkenformen (S. 107) seien für derartige Versuche empfohlen.

Kapitel IX.

Allgemeine Lebensbedingungen der Bakterien, I.

Beschreibt man Organismen, wie wir das bisher getan haben, so kann man auf ihre Gestalt nicht eingehen, ohne gleichzeitig auch auf die äußeren Bedingungen Rücksicht zu nehmen, unter denen sie leben; und so ist denn auch in den vorhergehenden, vorwiegend morphologischen Abschnitten schon vielerlei über die Lebensweise der Bakterien berichtet worden. Immerhin haben wir, von der Einleitung und von den Ausführungen über Variabilität abgesehen, unser Hauptaugenmerk auf die Form gerichtet, die Lebensbedingungen nur soweit gestreift, als es zum Verständnis der Form nötig war, trotzdem aber schon so viel erfahren, daß die Bakterien, wie sie ungeachtet ihrer geringen Größe sehr kompliziert gebaute Wesen sind, so auch unter den verschiedensten äußeren Bedingungen leben können.

Diese „allgemeinen Lebensbedingungen“ nun, die „äußeren Faktoren“, wollen wir in den folgenden Ausführungen in den Vordergrund stellen, Faktoren, die zwar nach Intensität, Qualität und Verteilung wechseln, aber zum großen Teil doch jederzeit auf die Organismen einwirken und darum für die gesamte Lebensführung von der größten Bedeutung sind. Beginnen wir mit einer Besprechung der Abhängigkeit des Bakterienlebens von der Temperatur.

Hier gilt es nun vor allem, an einzelnen Beispielen noch nachzuweisen, was wir im allgemeinen schon wissen: daß mit Rücksicht auf die Temperaturansprüche ganz gewaltige Unterschiede der einzelnen Spaltpilzarten bestehen; dabei werden wir nicht vergessen dürfen, daß die einzelnen Lebensvorgänge, aus denen die gesamte Lebenstätigkeit zusammengesetzt ist, sich der Temperatur gegenüber verschieden verhalten, und bezüglich jeder Lebensäußerung wird man daran denken müssen, daß man ihre Abhängigkeit von der Temperatur, will anders man dieselbe genau kennen lernen, in Gestalt einer Kurve darstellen muß, deren Verlauf anzeigt, welches die niedrigste Temperatur, das „Minimum“, ist, unterhalb deren die betr. Lebensäußerung nicht mehr

stattfindet, welches die höchste ist, das „Maximum", oberhalb deren sie stockt, und deren Verlauf schließlich auch sagt, ob zwischen Minimum und Maximum ein sog. physiologisches „Optimum" sich befindet, d. h. eine Temperatur, welche für den betreffenden Lebensvorgang am günstigsten ist; von diesen drei sog. „Kardinalpunkten" ist eingangs schon die Rede gewesen. — Wir wollen einen solchen Fall etwas genauer betrachten.

Von *Bact. coli* wurden[1]) Einzellkulturen hergestellt, und die Wachstums-, d. h. Zellteilungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen durch Zählung der Zellen unter dem Mikroskop ermittelt. Dabei zeigte sich, daß das Minimum bei 10 Grad lag, das Maximum bei 49, und daß das Optimum von 37 bis 45 Grad sich erstreckte; hier teilte sich jede Zelle in 17 Minuten einmal. Das Optimum braucht, wie wir sehen, nicht unbedingt ein „Kardinalpunkt" zu sein. Man drückt das auch so aus, daß man sagt, die „Bonalweite"[2]) der Temperatur für das Wachstum erstrecke sich von 37 bis 45 Grad.

Wenn wir die Temperatur bis unterhalb des Minimums für alle sichtbaren Lebensvorgänge senken oder bis oberhalb des Maximums steigern, so erlischt zwar alle für uns ohne weiteres sichtbare Lebenstätigkeit; gleichwohl braucht das Leben nicht unwiderruflich verloren zu sein, kann vielmehr bei Rückkehr zur normalen Temperatur wieder erwachen. Tötungstemperatur und minimale bzw. maximale Temperatur für sichtbare Lebenstätigkeit sind also nicht gleichzusetzen. Das hat für unsere Darstellung zur Folge, daß wir nach Erledigung der Frage, innerhalb welcher Grenzen sich die sichtbare Lebenstätigkeit abspielt, noch besonders die Frage nach der Tötungstemperatur der verschiedenen Arten und ihrer Entwicklungszustände abzuhandeln haben, eine Frage, die besonders auch für die Zwecke der Praxis, für die Sterilisationstechnik von größter Bedeutung ist.

Daß nun das Angepaßtsein an verschiedene Temperaturen ein spezifisch sehr verschiedenes ist, hat uns schon die sorgsame Betrachtung des Heuinfuses gelehrt. Bei höherer Temperatur überwiegen die einen, bei niederer Temperatur obsiegen die andern Arten, eine Tatsache, die auch der Mensch für die Zwecke seines Haushaltes ausnutzt. Läßt man Milch unterhalb einer Temperatur von etwa 15 Grad stehen, so werden die in ihr vorhandenen Milchsäurebakterien meistens nicht zur Entwicklung kommen, vielmehr andere Spaltpilze, *Ps. fluorescens*, Fäulniserreger, und die Milch wird nicht gesäuert, sondern „verdorben". Ober-

1) Barber, M. A., Ref. B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 251.
2) Arthur Meyer.

halb der genannten Temperatur würde aber in derselben Milchprobe, die anfänglich ganz dieselbe Bakterienflora beherbergt, das Spiel der Milchsäurebakterien einsetzen und die andern unterdrücken. Daß man im Brennereiprozeß, wo es gilt, durch die Tätigkeit von Milchsäurebakterien, und zwar des *Bact. Delbrücki*, der Hefe das Feld zu bereiten und die Buttersäurebakterien zu unterdrücken, dies gleichfalls durch Steigerung der Temperatur erreicht, haben wir schon gehört (S. 75). Man erwärmt die Maische auf 50 Grad; dabei ist zwar das Optimum für *Bact. Delbrücki* überschritten, es säuert aber doch noch, und die schädlichen Formen werden um so sicherer unterdrückt. Genauere Untersuchung solcher Fälle führt aber noch zu der Erkenntnis, daß die Kardinalpunkte der Temperatur sich mit der Ernährungsweise verschieben. Für *Bact. Delbrücki* findet sich die Angabe, daß sein Temperaturoptimum durch die von ihm selbst produzierte Säure herabgesetzt wird; und um noch einen Fall aus der Praxis zu nennen, liegt das Temperaturoptimum für Weinessigbakterien höher, falls wenig Alkohol in dem Medium, in dem sie leben, vorhanden ist, als wenn der Alkoholgehalt ein beträchtlicher ist (Lit. im Kap. XV). Alle Angaben über die Kardinalpunkte der Temperatur gelten also nur für ganz bestimmte Lebensbedingungen, und nach dem, was wir im vorigen Abschnitt kennen gelernt haben, muß man auch stets im Auge behalten, daß die Bedingungen des Vorlebens noch nachwirken und mitspielen können.

Fragen wir nach diesen orientierenden Ausführungen nun zunächst, innerhalb welcher Temperaturgrenzen sich überhaupt Bakterienleben abspielt, so hören wir, daß unter möglichst natürlichen Lebensbedingungen bestimmte Arten schon wenig über 0 Grad gedeihen, andere noch bei fast 80 Grad sich bewegen und dadurch ihre Lebensfähigkeit bei dieser hohen Temperatur ad oculos demonstrieren können. Doch ist keine Art bekannt, die etwa bei 0 und bei 80 Grad noch lebenstätig wäre, das Temperaturintervall jeder einzelnen Art ist, soweit bekannt, weitaus kleiner, und wenn für eine Art (*Semiclostridium commune*) ein Intervall von 18 bis 55 Grad, für andere sogar ein solches von 15 bis 68 Grad angegeben wird, so ist das schon als ein recht stattliches Intervall zu bezeichnen. Eine der gemeinsten Arten, *Bact. vulgare*, ist zwischen 15 und 50 Grad lebenstätig. Wie gelangen wir nun zu einer brauchbaren Einteilung, die uns die Übersicht über alle Spaltpilze rücksichtlich ihrer Temperaturansprüche einigermaßen erleichtert?

Da dürfen wir wohl getrost sagen, daß scharfe Grenzen nicht gezogen werden können, und daß eine einzige allen Anforderungen genügende Einteilung überhaupt unmöglich ist; sie wird je nach dem augenblicklichen Bedarf des Forschers etwas verschieden ausfallen.

Wir [1]) wollen zunächst zwei Gruppen heraussondern, die thermophilen, wärmeliebenden, und die psychrophilen, kälteliebenden Spaltpilze. Die thermophilen sind diejenigen, die unterhalb 25 Grad nicht mehr wachsen, die psychrophilen solche, die oberhalb 35 Grad nicht mehr zu gedeihen vermögen. Bei Temperaturen zwischen 25 und 35 Grad kann man somit Vertreter beider Gruppen nebeneinander beobachten, wir können die Grenze nicht so scharf ziehen, daß sie beide Gruppen hermetisch voneinander abschließt.

Zu den Psychrophilen gehören manche Wasserbakterien, z. B. solche, die im kalten Wasser der See ihren Lebenszyklus vollenden; manche Fäulnisbakterien sind hierherzuzählen, *Bact. coli*, *fluorescens*, ferner *B. mycoides*. Unter diesen Psychrophilen haben wir wieder extrem Psychrophile, sog. Ortho-psychrophile besonders zu nennen, das sind Arten, die mit Vorliebe im schmelzenden Eiswasser leben, manche Leuchtbakterien der arktischen und antarktischen Meere, die bei 30 Grad nicht nur nicht mehr wachsen, sondern sogar geschädigt werden, gehören hierher, während tropische Leuchtbakterien natürlich wärmere Umgebung bevorzugen. Das Optimum der extrem psychrophilen Leuchtbakterien liegt weit unter 20 Grad. Auch *Pseudomonas carotae*, das zwischen 6 und 10 Grad gut gedeiht (S. 223), kann wohl als extrem psychrophile Art bezeichnet werden.[2])

Diesen Psychrophilen stellen wir die Thermophilen entgegen, die unterhalb 25 Grad nicht wachsen, die wir also, um die Sache von der praktischen Seite zu beleuchten, in unsern Laboratorien im Brutschrank kultivieren müssen. Ein Beispiel für Thermophile ist das *Mycobacterium tuberculosis*, das nur innerhalb 29 und 43 Grad wächst, gleichzeitig also ein z emlich kleines Temperaturintervall hat. Auch unter den Actinomyceten (Streptothricheen, vgl. S. 198) gibt es thermophile Formen, die z. B. im „selbsterhitzten" Heu auftreten; das Temperaturintervall kann sich hier von 30 bis 60 Grad erstrecken. Aus diesen Thermophilen heben sich nun wieder die wunderlichen extrem oder orthothermophilen Arten heraus, deren Maximum nie tiefer als zwischen 60 und 70 Grad liegt. Wie enorm wichtig die Entdeckung solcher Formen für die gesamte Physiologie ist, lehrt der Hinweis darauf, daß Eiweißkörper gewöhnlicher Art durch solche Temperaturen bereits denaturiert werden. Hierher gehört z. B. der erste, überhaupt gefundene thermophile Spaltpilz, der aus Seinewasser eingefangen wurde, ein unbewegliches Stäbchenbakterium, dessen Kardinalpunkte der Temperatur

1) Miehe, H., Die Selbsterhitzung des Heus, Jena 1907.
2) Weigmann, H., Ref. B. C. II, 1908, Bd. 22, S. 129.

bei 42, 65 und 72 Grad liegen. Sodann wurde ein *Bacillus* und ein *Micrococcus* bei 74 Grad isoliert.[1]) Neuerdings hat man wesentlich Vertreter der Gattung *Bacillus* als hierher gehörig erkannt und beschrieben. Sie wurden z. T. aus Erdboden, z. T. aus heißen Heuhaufen gewonnen, das erstere gilt für *Bac. tostus, robur, cylindricus*[2]) u. ä., das letztere für *Bac. calfactor*[3]); das Temperaturminimum für das Wachstum dieses letztgenannten liegt bei 45 Grad; er vermehrt sich bei 75 Grad noch lebhaft und bewegt sich sogar bei 80 Grad noch.

Die Frage nach dem Standort dieser Orthothermophilen ist natürlich viel und lange umstritten worden. Einzelheiten darüber bringen wir in einem der letzten Abschnitte unserer Darstellung. Hier nur der Hinweis, daß dieselben einmal in Thermen gedeihen. Der aus einem serbischen Thermalwasser isolierte *Bac. thermophilus Vranjensis,* eine mit lophotrichem Geißelbüschel versehene, im sporenführenden Zustand trommelschlegelähnliche Form hat ihr Minimum bei 49, Optimum bei 58, Maximum jenseits 68 Grad. Bei 68 Grad wächst er noch normal; bei höherer Temperatur bildet er Involutionsformen.[4]) Sodann finden Thermophile in erhitzten Heu-, Laub-, Misthaufen oder ähnlichen Orten zusagende Lebensbedingungen; ferner hat man schon früher darauf hingewiesen, daß zumal in den Tropen, im feuchten erhitzten Boden, heißen Mangrovesümpfen, überfluteten Reisfeldern und derartigen Standorten solche Formen sich breit machen könnten; tatsächlich haben Untersuchungen der Neuzeit das bestätigt. Man konnte in den Tropen (auf Java) eine stattliche Zahl von Bazillen mit endständigen Sporen nachweisen, deren Minimum bei 37 bis 45, Optimum bei 55 bis 65 und Maximum bei 67 bis 73 Grad liegt. Sie können dort in den oberen Bodenschichten, deren mittlere Temperatur z. B. zwischen 8 Uhr morgens und 4 Uhr nachmittags (im August) 52 Grad beträgt, gedeihen; Sporen dieser Formen entwickelten sich in 3 bis 6 Stunden zu kräftigen Kolonien, wenn man sie auf Nährböden aussäte, die zum Schutz gegen das Licht mit schwarzem Papier umwickelt waren, und die dann in die Sonne gestellt wurden.[5])

Nun ist oben schon darauf hingewiesen, daß diese Einteilung in Psychro- und Thermophile keineswegs allen Bedürfnissen gerecht wird. Gibt es doch äußerst viele Bakterien, die etwa die Mitte zwischen Thermo- und Psychrophilen halten, deren Temperaturintervall also durch

1) v. Thieghem, P., zit. nach Blau.
2) Blau, O., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 97.
3) Miehe, H., Die Selbsterhitzung des Heus, Jena 1907.
4) Georgewitsch, P., Arch. f. Hyg. 1910, Bd. 72, S. 201.
5) de Kruyff, E., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 65.

die oben angenommene, um 30 Grad herumliegende Grenze mitten durchgeschnitten wird. Man kann sie, wenn man will, als „Mesophile“[1]) bezeichnen; ihr Maximum liegt nie höher als bei etwa 55 Grad. Wir erwähnen als Beispiele jene früher genannten gallertbildenden Semiklostridien[2]), deren Minimum bei 18, Optimum bei 45 und Maximum bei 55 Grad liegt. Auch die Myxobakterien, soweit sie untersucht sind, wären hierher zu rechnen. Die drei Kardinalpunkte liegen für *Myxococcus rubescens* bei 17, 35 und 39 Grad.[3]) Diese Mesophilen kann man wiederum in zwei Untergruppen einordnen, je nachdem sie oberhalb 30 Grad besser oder schlechter wachsen als unterhalb 30 Grad. Die ersteren würden wir psychrotolerante, kältetolerante Mesophile, die anderen thermotolerante (wärmetolerante) Mesophile nennen, Bezeichnungen, die sich ja von selbst verstehen. Psychrotolerant wären z. B. die genannten Semiklostridien und Myxobakterien, auch viele wichtige Krankheitserreger gehören dazu, die bei der Bluttemperatur des Menschen üppig gedeihen, aber doch auch bei 10 bis 15 Grad noch wachsen können, z. B. der Choleraerreger.

Als wärmetoleranter, mesophiler Spaltpilz wäre zu nennen *Bac. subtilis* und *vulgatus*, sodann das *Spirillum volutans*, dessen Kardinalpunkte 9, 18 bis 23 und 39 bis 41 Grad sind, oder das sehr ähnliche *Sp. rubrum*, bei dem das Minimum unter 9, das Optimum bei 28 bis 35 und das Maximum bei 39 bis 41 Grad liegt.

Alle diese Zahlen haben nur bedingte Gültigkeit, einmal darum, weil die Temperaturbestimmungen nicht immer ganz leicht und darum nicht immer ganz zuverlässig sind, besonders aber deshalb, weil, wie oben erwähnt, mit Veränderung der Ernährung und sonstigen Lebensbedingungen Verschiebungen eintreten können.[4]) *Vibrio cholerae*, der auf Gelatine bei Zimmertemperatur gut gedeiht, verlangt bei Zucht auf Kartoffeln erhöhte Temperatur. Sodann ist die Frage zu erwähnen, ob nicht durch fortgesetzte Zucht bei hoher Temperatur eine Verschiebung der drei Kardinalpunkte nach oben, durch Zucht bei niedriger Temperatur eine solche nach unten eintreten könnte. Tatsächlich liegt eine Anzahl positiver Angaben aus früheren Zeiten vor, die z. T. aber

1) Lehmann und Neumann, Atlas.

2) Maaßen, A., Arb. a. d. biol. Abt. f. Land- u. Forstwirtsch. a. K. Ges.-Amt 1905, Bd. 5, S. 1.

3) Vahle, E., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 78.

4) Koch, A., u. Hoffmann, C., B. C. II, 1911, Bd 31, S. 433 machten die bedeutungsvolle Entdeckung, daß aus dem Boden isolierte Sporenbildner, die auf künstlichen Nährböden wohl bei 52 Grad, nicht aber bei 28 Grad wuchsen, bei letzterer Temperatur gut gediehen, wenn sie im Erdboden gezüchtet wurden.

der erneuten Durcharbeitung bedürfen.[1]) Das Maximum des *Bact. fluorescens* wird von 35 Grad auf 37,5 Grad verlegt, wenn es längere Zeit bei 35 Grad gezüchtet wird, es wächst dann allerdings ohne Farbstoffbildung (S. 226). Aus neuerer Zeit liegt eine Angabe vor für *Bact. agreste*[2]), welches, kurz nachdem es aus dem Freien eingefangen war, bei 37 Grad nur sehr schlecht wuchs, etwas besser aber, als es längere Zeit bei erhöhter Zimmertemperatur fortgezüchtet worden war. Beim Anthraxbazillus kann durch allmähliche Angewöhnung das Minimum von 14 auf 10 Grad verlegt werden.

Von ganz besonderer Bedeutung ist aber die Angabe[3]), daß jedenfalls solche „Anpassung" an höhere oder niedrigere Temperatur keine allgemeingültige Regel ist. Denn der weitverbreitete, darum sowohl in unseren Breiten wie in den Tropen nachweisbare und leicht kenntliche *Bac. amylobacter* u. a. zeigten stets dieselben Kardinalpunkte der Temperatur für das Wachstum, gleichgültig wo ihre Wiege stand.

Dafür, daß die verschiedenen Funktionen einer und derselben Zelle durch die Temperatur verschieden beeinflußt werden, sind in den oben mitgeteilten Zahlen schon einige Beispiele vorhanden. Vgl. *Bac. calfactor*, S. 251. Ganz allgemein gilt, daß das Temperaturintervall für die Sporenbildung kleiner ist als für das vegetative Leben. *Bac. calfactor* bildet Sporen höchstens noch bei 73 Grad, d. h. 2 Grad unterhalb des Maximums für die Zellteilung. Daß Zucht oberhalb des Optimums vorübergehende Asporogenie erzeugen kann, d. h. dann vorübergehend, wenn später wieder bei günstigerer Temperatur weiter gezüchtet wird, haben wir schon gehört. Beim Milzbranderreger z. B. genügt längere Kultur bei Temperaturen in nächster Nähe des Maximums für das Wachstum (42,5 Grad) oder auch kurze Erwärmung auf Temperaturen, die zwischen Maximum und Tötungstemperatur der vegetativen Zellen liegen (60 Grad), zu diesem Zweck. Daß bei farbstoffbildenden Bakterien durch Kultur bei erhöhter, über dem Optimum liegender Temperatur, in anderen Fällen auch durch Temperaturerniedrigung, Wachstum ohne Farbstoffbildung erreicht werden kann, ist gleichfalls schon gesagt worden. Auch hier seien noch einige Zahlenangaben für eine derartige Modifikation nachgetragen: *Bact. prodigiosum* verlor seinen Farbstoff durch Zucht bei 37,5 Grad; bei 22 Grad weiter gezüchtet nahm es die Farbstoffbildung nach einiger Zeit wieder auf. Im übrigen sei auf die Ausführungen auf S. 226 zurückverwiesen. Ein gutes Beispiel für un-

1) Lit. bei Pfeffer, Physiologie, Bd. II, S. 91.
2) Löhnis, F., B. C. I, Or., 1906, Bd. 42, S. 177.
3) de Kruyff, E., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 65.

gleiche Beeinflussung verschiedener Lebensvorgänge durch die Temperatur liefern endlich die Leuchtbakterien. Das *Photobacterium javanense* hat sein Wachstumsminimum bei ca. 10 Grad, leuchtet aber noch bei minus 20 Grad. Das Optimum für das Wachstum liegt bei 35, das für die Lichtentwicklung bei 30 Grad.

Wir kommen nun zur Frage der Abtötung durch extreme Temperaturen. Da ist natürlich vor allem zu beachten, daß die Abtötung eine Funktion nicht nur der Temperatur sondern auch der Zeit ist. Temperaturen, die eine kurze Zeit ohne Schaden ertragen werden, können, wie allbekannt, bei längerer Einwirkung schaden. Scharfe Grenzen zwischen denjenigen Temperaturgraden, welche alle Lebenstätigkeit lahmlegen, und solchen, die tödlich wirken, sind also nur dann zu ziehen, wenn man in jedem Fall die Einwirkungsdauer mit berücksichtigt. Danach unterscheidet man supramaximale und ultramaximale (bzw. supraminimale und ultraminimale) Temperaturen. Als supramaximal (minimal) bezeichnet man Temperaturen, bei denen die betreffende Zelle, Spore usw. erst über kurz oder lang, jedenfalls in meßbarer Zeit abstirbt, ultramaximal (minimal) ist aber die Temperatur, bei welcher der Tod sofort, d. h. praktisch gesprochen, nach einer Sekunde schon erfolgt. Ein Beispiel: Für wasserdurchtränkte Sporen des *Bac. subtilis* ist die Temperatur von 148 Grad ultramaximal, die von 100 Grad z. B. supramaximal.[1])

Was nun zunächst sehr niedrige Temperaturen angeht, so wirken solche meistens selbst bei recht langer Einwirkung nicht tödlich, kommen also für praktische Zwecke nicht in Betracht. In einem bestimmten Fall zeigte sich, daß die Einwirkung von minus 190 Grad während einer Woche noch nicht alle Keime abgetötet hatte; immerhin ließ sich doch eine gewisse Schädigung erkennen, denn auf der Agarplatte erwuchsen nach derartiger Behandlung weniger Kolonien als vorher.

Über Leuchtbakterien finde ich die Angabe, daß bestimmte Arten derselben während des einen Monat dauernden Aufenthaltes bei minus 172 bis 190 Grad nicht leuchteten, beim Auftauen aber wieder Lichtentwicklung eintrat, die Temperatur war also auch hier noch nicht ultraminimal.

So ist es denn auch nicht wunderbar, daß selbst in den Tropen beheimatete Bakterien, die bei uns unerwünschte Gastrollen geben, der Choleraerreger, selbst durch unsere strengste Winterkälte nicht abgetötet wird. In dieser Beziehung liegen nun seit kurzem einige interessante Beobachtungen vor über die Einwirkung der sibirischen Winterkälte

1) Arthur Meyer.

auf verschiedene Arten von Spaltpilzen.[1]) Wurden dieselben (Agar- oder Fleischwasserkulturen) während des ganzen Winters (drei Monate lang) unter einer zwei Meter mächtigen Schneelage aufbewahrt, so schadete das fast allen nichts; das Temperaturminimum betrug in diesem Falle allerdings nur minus 4 Grad. Wurden sie während derselben Zeit im Freien aufgehoben, nur in einer Kiste eingeschlossen, so wurden getötet verschiedene Vibrionen, so der der asiatischen Cholera (allerdings in alter Kultur), ferner der Dysenterieerreger, unbeschädigt aber blieben unter vielen andern der Erreger des Typhus, des Milzbrandes, *Bact. coli, Bac. subtilis, Micrococcus pyogenes, Bact. prodigiosum* Die Minimaltemperatur, der die Kulturen bei dieser Versuchsanstellung ausgesetzt waren, betrug hier minus 44,8 Grad.

Mehrfach wiederholtes Gefrieren- und Auftauenlassen der Kulturen ergab stärkere Schädigungen, doch machten sich auch hierbei große spezifische Unterschiede geltend. Einige Arten vertrugen hundertmaliges Gefrieren und Wiederauftauen, andere waren nach zwölf solchen Versuchen getötet. Arten, die schon lange in Reinzucht gehalten worden waren, schienen weniger resistent zu sein; dieser Punkt könnte z. T. die obigen Versuchsergebnisse mit beeinflussen. (Vgl. oben bei *Vibrio cholerae.*)

Ungleich viel wichtiger ist die Abtötung durch hohe Temperaturen. Fragen wir zunächst nach der Widerstandskraft vegetativer Zellen, so finden wir angegeben, daß solche meist zwischen 50 und 60 Grad in kurzer Zeit absterben. *Spirillum rubrum* als ein Beispiel für viele im Verlauf einer Stunde. Manche Kugelbakterien, „Staphylokokken", Sarcinen (*S. ureae*) sollen mehr vertragen können, und es ist nach unsern obigen Ausführungen klar, daß diese Werte nur für psychro- und mesophile Formen gelten können. Die Zellen thermophiler oder sogar orthothermophiler Arten muß man zur Abtötung stärker erwärmen; in Wasser von 100 Grad sterben auch sie schnell ab. Psychrophile Arten werden im Gegenteil unter Umständen schon durch Temperaturen getötet, die unter 50 Grad liegen, man vergleiche das, was oben über bestimmte Leuchtbakterien ausgeführt wurde. Ob die Angabe stimmt, daß die vegetativen Zellen von sporentragenden Spaltpilzarten durchweg gegen Hitze etwas widerstandsfähiger ist als die von solchen, die keine Sporen ausbilden, bleibt abzuwarten.[2])

Die Zahlen gelten für den Fall, daß die Zellen mit Wasser durchtränkt sind. Im trockenen Zustand würden sie eine stärkere Erhitzung

1) Butjagin, T. W., B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 216.
2) Eisenberg, P., B. C. I, Or., 1908, Bd. 48, S. 187.

vertragen können, vorausgesetzt, daß sie den Austrocknungsprozeß als solchen überstehen. Liegen die Zellen in andern Flüssigkeiten als im Wasser, so beeinflußt das begreiflicherweise ihre Resistenz gleichfalls, und zwar entweder im positiven oder negativen Sinn. Von medizinischer Seite liegt die Angabe vor, daß Bakterien, wenn sie in eiweißhaltigen Lösungen, Körperflüssigkeiten, erwärmt werden, widerstandskräftiger seien, als wenn sie in Wasser erhitzt werden.

Wohl zu beachten sind natürlich auch hierbei die individuellen Differenzen, welche die Zellen ein und derselben Kultur bieten. Darüber belehrt uns u. a. eine neuerdings durchgeführte Versuchsreihe mit *Bact. coli*.[1]) Eine gleiche Zahl von Zellen einer Reinkultur dieser Art wurden in physiologischer Kochsalzlösung, d. h. 0,7-prozentiger Lösung von Chlornatrium (d. d. einem „möglichst indifferenten" Medium, vgl. dazu aber die später folgenden Ausführungen über den Einfluß von Salzen auf Bakterien), in kleinen Röhrchen aufgeschwemmt, diese Röhrchen verschieden lange Zeit in ein Wasserbad, das auf ca. 50 Grad erwärmt war, versenkt, diese dann zu Agarplatten verarbeitet und bei 25 Grad aufbewahrt. Auf diesen wurden dann die aufkommenden Kolonien nach 3 sowie nach 15 Tagen gezählt.

Nun zeigte sich, daß in einer Versuchsreihe aus nicht erwärmtem Material nach drei Tagen 336 Millionen Kolonien erwachsen waren. Schon infolge Erwärmens des Impfmaterials während einer halben Minute sank die Zahl aber auf knapp die Hälfte: je länger man erwärmte, um so weniger Kolonien kamen auf, und nach 6 Minuten langem Erwärmen zeigten sich die Platten am dritten Tage steril. Beachtenswert ist aber, daß die Ergebnisse sich ändern, wenn man erst nach 15 Tagen untersucht. Wenn man das Impfmaterial nur kurze Zeit, eine halbe Minute, erwärmt hat, so erhält man zwar dieselben Ergebnisse wie oben, dauerte aber die Erwärmung länger, so zeigten sich am 15. Tag bedeutend mehr Kolonien als am dritten. Die Zellen werden also z. T. durch die Erwärmung nicht abgetötet, aber doch soweit geschwächt, daß sie bedeutend später ihr Wachstum erst wieder aufnehmen, während ohne Erwärmen oder bei nur kurzem Erwärmen alle Zellen annähernd gleich schnell zu Kolonien auswachsen. Noch nach 35 Minuten langem Erwärmen konnte am 15. Tage eine Kolonie beobachtet werden. Auf solche Nachzügler ist also bei derartigen Untersuchungen stets zu achten, nicht zum mindesten auch dann, wenn die Versuche im Interesse der Praxis ausgeführt werden. Näheres sagt die folgende Tabelle.[2])

1) Eijkman, C., Ref. B C. II, 1909, Bd. 22, S. 508.

2) Reichenbach, H., Ztschr. f. Hyg. 1911, Bd. 69, S. 171, konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

Dauer der Erwärmung	Zahl der Kolonien am 3. Tage	Zahl der Kolonien am 15. Tage
0 Minuten	336 Millionen	336 Millionen
½ „	144 „	144 „
1 „	115 „	128 „
2 „	51 „	65½ „
3 „	4 „	33½ „
5 „	800 000	3 „
6 „	0	600 000
10 „	0	4 000
15 „	0	1 000
35 „	0	1

Wir wenden uns zur Besprechung der Widerstandsfähigkeit der Endosporen gegen Hitze. Auch diese sind, das sei vorweggenommen, im durchfeuchteten Zustand durch hohe Temperaturen viel leichter abzutöten als im trockenen. Die Sporen des *Bac. carotarum* gehen im nassen Zustand in Wasser von 100 Grad nach 5 bis 6 Minuten zugrunde, im trockenen Zustand bei 120 Grad erst nach 4 Stunden. Will man angetrocknete Sporen unbekannter Arten sicher abtöten, so wird man sie etwa eine halbe Stunde lang auf 150 Grad erhitzen müssen.

Betrachten wir einige weitere Zahlen- und Zeitangaben [1]), wobei wir möglichst zuverlässige herausgreifen. Die Sporen von *Bac. mycoides* gehen in Wasser von 100 Grad nach 9 bis 10 Minuten, in Wasser von 80 Grad nach 7 bis 8 Stunden zugrunde. Für *Bac. cohaerens* lauten die gleichen Zahlen 5 Minuten bzw. 8 Stunden. Für *Bac. ruminatus* 4 bis 5 Minuten bzw. 9 bis 10 Stunden. Für *Bac. subtilis* 3 bis 4 Stunden bzw. 74 bis 75 Stunden. Sehr widerstandsfähig sind u. a. die Sporen von *Bac. cylindricus* und *tostus*, deren Sporen in Wasser von 100 Grad erst nach etwa 20 Stunden abgestorben waren. Auch die Sporen jener oben (S. 211) genannten Semiklostridien waren in Wasser von dieser Temperatur nach 10 Stunden noch nicht alle tot. Als allgemeine Regel hat sich bis jetzt wohl nur die eine aufstellen lassen, daß Sporen aus der Gattung *Bacillus* bei solchen Arten, deren Temperaturmaximum der vegetativen Zellteilung recht hoch, über 60 Grad liegt, ebenfalls sehr resistent gegen Hitze sind, ohne daß genaue Proportionalität bestände zwischen jenem Maximum und der Tötungszeit. Wir verweisen auf die folgende Tabelle, die Minimum, Optimum, Maximum des vegetativen Wachstums, sowie Tötungszeit der Sporen im kochenden Wasser für 10 (noch nicht benannte) tropische (javanische) thermophile Bacilli gibt.[2])

1) Blau, O., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 97.
2) de Kruyff, E., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 65.

No.	Minimum	Optimum	Maximum	Tötungszeit in koch. Wasser
1	37°	60°	70°	5½—6 Stunden
2	45°	65°	73°	6½—7 „
3	38°	60°	70°	6½ „
4	43°	63°	72°	8 „
5	39°	60°	67°	6½ „
6	35°	65°	73°	4½ „
7	35°	55°	70°	5½—6 „
8	39°	58°	70°	7½ „
9	38°	60°	67°	7 „
10	38°	60°	68°	5 „

Für *Sarcina ureae*, deren vegetative Zellen im durchfeuchteten Zustand bei 100 Grad nach weniger als 30 Sekunden, bei 80 Grad nach ca. 2 Stunden absterben, finden wir angegeben, daß die Sporen bei 100 Grad nach etwa 3 Minuten, bei 80 Grad nach knapp 2 Stunden tot sind. Hier zeigte sich auch, daß starke Erwärmung, auch wenn sie den Tod noch nicht herbeiführte, doch bewirkt, daß die Sporen verzögert auskeimen; denn Sporen der genannten Sarcina hatten sich bis zu einer mit bloßem Auge sichtbaren Kolonie nach 2 Tagen, wenn sie 30 Sekunden, erst nach 5 Tagen, wenn sie 2 Minuten erhitzt worden waren, entwickelt.[1])

Bei diesen Bestimmungen der Tötungszeiten durchfeuchteter Sporen ist immer angenommen, daß dieselben in Wasser liegen. Falls sie sich in Lösungen irgendwelcher Stoffe, z. B. solchen, die alkalisch oder sauer reagieren, auch alten Nährlösungen, befinden, so kann dadurch die Tötungszeit beträchtlich herabgesetzt werden. Auch dürfen nur voll ausgereifte Sporen, die unter gleichen und genau definierten Bedingungen gebildet sind, am besten von solchem Material, das schon längere Zeit unter diesen gleichen Bedingungen gezüchtet worden ist, benutzt und miteinander verglichen werden. So gelangt man zu obigen Werten, die ihrerseits wegen der individuellen Schwankungen nur Durchschnittswerte aus vielen Einzelmessungen sind. Aber selbst, wenn man die obengenannten Vorschriften innehält, gelangt man manchmal nicht zu brauchbaren Durchschnittswerten, da die Einzelbestimmungen zu sehr schwanken. So z. B. beim *Bac. asterosporus*.

Hier zeigte sich bei einem genauen Vergleich vieler Stämme (Einzellkulturen), daß die Tötungszeit zwischen 2 und 3 Minuten und 16—18 Minuten in Wasser von 100 Grad schwankt. Auch gelingt es vorläufig aus gleichem Grunde nicht, für *Bac. amylobacter* die Tötungszeit ganz bestimmt festzulegen. Nur soviel war sicherzustellen, daß sie bei 100 Grad höchstens 5 Minuten beträgt, bei 80 Grad nicht mehr als 1 Stunde.[2])

1) Ellis, D., B. C. I, Or. 1903, Bd. 33, S. 1. 2) Bredemann, G., a. a. O.

Trotz dieser erheblichen Schwankungen haben wir die obigen Zahlen wiedergegeben, weil sie ein sehr anschauliches Bild von der hohen Resistenz der Sporen geben. Ihr Charakter als Durchschnittswerte darf aber nie vergessen werden. Aus diesem Grund haben wir oben schon darauf hingewiesen, daß die Tötungszeiten als Merkmale zur Artunterscheidung in einigen Fällen auf Grund sehr reicher Erfahrung zu verwenden sind, bei vielen Arten aber zweifellos ganz versagen.

Um eine Vorstellung davon zu geben, wie man die Kardinalpunkte der Temperatur für verschiedene Funktionen in bestimmten Fällen zur Unterscheidung von Arten verwerten kann, seien die auf S. 220 schon gegebenen kurzen Ausführungen über diesen Punkt nun noch durch ein etwas größeres Zahlenmaterial ergänzt.

Wir hörten schon, daß die Sporentötungszeit des *Bac. oxalaticus* in Wasser von 100 Grad 1 bis 2 Minuten beträgt, des *Bac. ruminatus* aber 4 bis 5 Minuten. Das Temperaturmaximum der Sporenkeimung liegt für *oxalaticus* bei 46 bis 47 Grad, für *ruminatus* bei 47 bis 50 Grad. Das Optimum der Keimung für *oxalaticus* bei 35 bis 39, für *ruminatus* bei 35 bis 37 Grad. Endlich das Maximum der Sporenbildung für *oxalaticus* bei 39 bis 41, für *ruminatus* bei 41 bis 45 Grad. Da außerdem, wie wir schon (S. 219) hörten, bei *ruminatus* die Mutterzellmembran eine Sporenhülle bildet, bei der andern Art nicht, so hält man beide für verschiedene Arten. — Wie schließlich die Entscheidung fallen wird, ist zweifelhaft, da es sich bei einer Bearbeitung der „Formen“ des *Bac. amylobacter* gezeigt hat, daß diese Merkmale nicht zur sicheren Abgrenzung von Arten ausreichen. Solche Bestimmungen sind aber unter allen Umständen äußerst wertvoll, da sie erst eine sichere Grundlage schaffen für die Beurteilung derartiger Fragen und erhoffen lassen, daß man bald wird schärfer sehen können als jetzt. So wird die überaus große Arbeit, die diesen Beobachtungen zugrunde liegen, nicht umsonst gewesen sein, selbst wenn sich mit der Zeit zeigen sollte, daß die daran geknüpften Folgerungen der Korrektur bedürfen.

Verweilen wir noch einen Augenblick bei den Tötungszeiten der verschiedenen Sporen! Empirisch festgestellt sind zunächst die großen Differenzen in der Sporentötungszeit, und da erhebt sich naturgemäß die Frage, worauf dieselben beruhen. Man könnte an die Qualität der Sporenmembran denken; wenn man aber sieht, daß die *Subtilis*-Sporen bei 100 Grad erst nach 3 Stunden, die Sporen von *Bac. Ellenbachensis* schon nach 2 bis $2^1/_2$ Minuten abgetötet werden, daß aber das Mikroskop keinen Unterschied im Aussehen beider erkennen läßt, so wird die Annahme unwahrscheinlich, daß wechselnde Qualität der Haut die so sehr verschiedene Widerstandskraft der Sporen bedingt; zudem ist es, wie

früher ausgeführt wurde, überhaupt nicht recht einzusehen, wie ein Qualitätsunterschied in der Membran das von ihr umhüllte Protoplasma mehr oder minder gegen Tod durch Erhitzen schützen sollte. So ist denn die Resistenz der Sporen gegen hohe Temperaturen zweifellos auf eine Eigenschaft des Protoplasmas zurückzuführen, die Tötung auf einen uns noch unbekannten Vorgang, eine Veränderung im Protoplasma. Doch kann der Vorgang nicht bei allen Arten ganz gleich sein, das zeigt die spezifisch verschiedene Resistenz; sodann die Beobachtung, daß das Verhältnis der Tötungszeiten der Sporen verschiedener Arten bei verschiedenen ultramaximalen Temperaturen sehr verschieden ist. Sporen des *Bac. subtilis* sterben bei 100 Grad in 3 Stunden, bei 80 Grad in 75 Stunden, das Verhältnis der Zeiten ist 1 : 25. Die Sporen von *Bac. Ellenbachensis* sterben bei 100 Grad in 2 Minuten, bei 80 Grad in 7 Stunden, das Verhältnis ist 1 : 200. Diese Verhältniszahlen zeigen weiter, daß der Tod durch hohe Temperatur nicht beruht auf Beschleunigung einer jederzeit im Protoplasma verlaufenden Reaktion, denn sonst müßte nach der van't Hoffschen Regel, die besagt, daß Steigerung der Temperatur um 10 Grad die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt, im Vergleich mit der Tötungszeit bei 80 Grad, die bei 100 Grad größer sein, als sie gefunden wird. Nun erhebt sich die Frage, ob die Todesverschiedenen Arten vielleicht eine prinzipiell gleiche, nur graduell verursache bei den schiedene ist. Das würde man wohl mit Wahrscheinlichkeit annehmen können, wenn sich eine die Tötungszeit aller Sporen betreffende Gesetzmäßigkeit auffinden ließe, und wir können nun zeigen, daß es in der Tat gelungen ist, auf diese Weise etwas Ordnung in das Zahlenchaos zu bringen; es handelt sich allerdings um einen ersten Versuch.[1]) Faßt man nämlich die Tötungszeiten der Sporen ein und derselben Art bei verschiedenen Temperaturen ins Auge, so ergibt sich die Gesetzmäßigkeit, daß die Tötungszeit annähernd in geometrischer Progression sinkt, wenn die Temperatur in arithmetischer Progression wächst. Dies ist bis jetzt für drei Arten, *Bac. subtilis. robur.* sowie einen „roten Kartoffelbazillus" mit ziemlicher Sicherheit festzustellen gewesen.

Bestimmt man nämlich die Tötungszeiten bei mehreren supramaximalen Temperaturen und berechnet man dann aus zweien dieser gefundenen Zeiten die anderen unter Zugrundelegung jener Gesetzmäßigkeit, so findet man, daß die gefundenen und die berechneten Werte so gut stimmen, als das zu erwarten ist. Man vergleiche die folgende kleine Tabelle.

1) Meyer, Arth., Ber. d. bot. Ges. 1906, Bd. 24, S. 340.

	Tötungszeiten			
	B. subtilis		*B. robur*	
	beobachtet	berechnet	beobachtet	berechnet
110°	38′ —39′	36′	7′ — 8′	5,2′
120°	7,5′— 8′	7,2′	48″—50″	50,8″
130°	2′ — 2,5′	89″	12″—14″	11,8″
140°	25″ —30″	22″		

Es ist keine Frage, daß auch diese Untersuchungen durch die oben genannte individuelle Differenz in der spezifischen Widerstandskraft der Sporen aufs äußerste erschwert werden. Sie sind aber von großem Interesse, weil sie zeigen, auf welch überraschenden Wegen die Bakteriologie in diesen schwierigen Fragen vorwärtszudringen gezwungen ist, und auch deshalb, weil die Resultate solcher Berechnungen dermaleinst auch für die Praxis von Bedeutung werden könnten. Denn falls es gelingen sollte nachzuweisen, daß diese gesetzmäßigen Beziehungen zwischen den Tötungszeiten einer Art bei verschiedenen Temperaturen allgemein vorhanden sind, — es bedarf ja kaum des Hinweises, daß das noch für viele andere Arten erst ermittelt werden muß, so kann man, wenn man einmal für eine Art zwei Tötungszeiten ermittelt hat, die anderen einfach berechnen. Doch das ist noch Zukunftsmusik. Daß man dann aus den Tötungszeiten bei zwei supramaximalen Temperaturen gleichfalls die ultramaximale Temperatur berechnen könnte (in praxi die Temperatur, bei der die Tötungszeit eine Sekunde beträgt) ist ohne weiteres klar. —

Beschließen wir nun diese Ausführungen über die Beziehungen der Bakterien zur Temperatur mit einem Ausblick auf höhere Gewächse, soweit extreme hohe Temperaturen in Betracht kommen! Die obere Temperaturgrenze des Wachstums höherer Wesen pflegt zwischen 30 und 40 Grad zu liegen, seltener erst bei 45 Grad; thermophile Formen fehlen also bei hoch organisierten Pflanzenfamilien. Außer bei den Bakterien gibt es offenbar überhaupt nur wenige thermophile Wesen, so einige höhere Pilze, blaugrüne und andere Algen.

Was die Tötungstemperatur angeht, so gelten vielfach die Sporen der Bakterien für Gebilde, mit deren Widerstand sich keine anderen pflanzlichen Organe messen könnten. Immerhin finden wir doch Angaben, daß gewisse Samen oder Früchte höherer Pflanzen sehr widerstandsfähig gegen Erhitzen sind. Gründlich getrocknete Getreidekörner vertragen stundenlanges Erhitzen auf 100—110 Grad.[1]) Die Samen

1) Fischer, Alfr., Vorl. üb. Bakt., S. 108.

einiger Arten des Schneckenklees[1]), *Medicago*, vertragen zum Teil eine trockene Hitze von 100 Grad während 17 Stunden, eine solche von 120 Grad während einer halben Stunde. Ja, sogar siebeneinhalbstündige Behandlung mit Wasser von 98 Grad oder halbstündige mit Wasser von 120 Grad war noch nicht imstande, alle abzutöten, vielmehr überdauerten einige auch diese Behandlung. Der Widerstand gegen heißes Wasser beruht wesentlich darauf, daß diese Samen „hartschalig" sind, darum Wasser durch die Schale nur sehr schwer hindurchdringen kann.

* * *

Etwas eingehender müssen wir die Beziehungen der Bakterien zum Gehalt des sie umgebenden Mediums am freien Sauerstoff behandeln, in welcher Hinsicht dieselben ja ebenfalls ganz verschiedene Ansprüche stellen. Das gilt bis zu einem gewissen Grad auch von den höheren Pflanzen, die einen sind empfindlicher, die anderen weniger empfindlich gegen starke Veränderungen im Sauerstoffgehalt der sie umgebenden Luft. Und es gelingt auch bei diesen bis zu einem gewissen Grad, die Unterschiede, die das physiologische Experiment verrät, verständlich zu machen mit der Eigenart der natürlichen Standorte. Wurzeln von Sumpfpflanzen vertragen den Sauerstoffmangel schon eher als Wurzeln solcher Gewächse, die dürren, durchlüfteten Heideboden bewohnen, aber ungleich viel auffallender sind doch bei Spaltpilzen die Unterschiede ausgeprägt; zumal ist zu betonen, daß keine andere Pflanzensippe Arten umfaßt, die dauernd ohne jegliche Spur von Sauerstoff leben können. So ist denn, seit man vor reichlich einem halben Jahrhundert zum erstenmal einen luftscheuen Spaltpilz beschrieb, über die Beziehungen der Bakterien zum Sauerstoff der Luft sehr viel und häufig gearbeitet worden, und es macht sich zumal neuerdings eine Vertiefung des Problems dadurch geltend, daß man mehr und mehr versucht, es von der quantitativen Seite zu packen.

Gemeiniglich teilt man die Bakterien mit Rücksicht auf ihr Sauerstoffbedürfnis in drei biologische Gruppen ein: Die „aeroben" die „anaeroben" und die „fakultativ anaeroben". Die erstgenannten vermögen nur bei Sauerstoffzutritt zu gedeihen, die anaeroben im Gegenteil wachsen nur ohne Sauerstoff, die fakultativ anaeroben endlich gedeihen sowohl ohne Sauerstoff, wie bei Sauerstoffzutritt. Bei diesen letzteren liegt in der Bezeichnung darin, daß sie besser bei Sauerstoffzutritt fortkommen als ohne Sauerstoffzutritt. Falls man Spaltpilze

1) Schneider-Orelli, O., Flora, 1910, Bd. 100, S. 305.

fände, die ohne Sauerstoff besser als mit Sauerstoff gedeihen, so wäre für diese die Bezeichnung „fakultativ aerobe" geboten. Unter Sauerstoff ist hier, wie auch im folgenden natürlich, freies Sauerstoffgas zu verstehen.

Diese Einteilung kann aber nur für die erste Orientierung ausreichen, für diese allerdings recht gut, und wir werden auch in dem Verlauf unserer Darstellung diese Bezeichnungen vielfach anwenden müssen. Doch sehen wir, welche weitere Fragen sich hier anschließen: Zuerst wohl die Frage, ob die Aeroben durch Sauerstoffmangel in ihren Lebensfunktionen nur gehemmt oder ob sie getötet werden, und ferner, ob umgekehrt die Anaeroben durch Luftzutritt nur am Wachsen verhindert oder ob sie geschädigt werden, Fragen, bei deren Beantwortung natürlich auch die Zeitdauer der Einwirkung mit berücksichtigt werden muß. Was die erstere Frage angeht, so weiß man, daß viele Aeroben im luftleeren Raum nicht sofort ersticken, vielmehr ihre Lebensäußerungen einstellen und längere Zeit, oft viele Wochen lang, ein latentes Leben führen, um sofort bei Luftzutritt wieder zu erwachen. *Spirillum rubrum*[1]) stirbt im luftleeren Raum nach drei Wochen ab. Ausreichende Untersuchungen über diese Frage liegen allerdings nicht vor. Sporen dürften gegen Sauerstoffmangel auf die Dauer unempfindlich sein. (Vgl. auch Kap. XIV.)

Was den Erfolg des Luftzutritts auf vegetative Zellen der Anaeroben betrifft, so fand man andererseits, daß sie nicht bloß gehemmt, sondern nach recht kurzer Zeit getötet werden können, z. B. ging jener Spaltpilz, an dem man zuerst anaerobes Leben nachwies, schon durch zweistündige Lüftung der Kulturflüssigkeit zugrunde; die Zellen einer später isolierten, streng anaeroben, als *Bacillus butyricus* bezeichneten Form, gingen nach fünfzehnstündiger Lüftung zugrunde, ein großer Teil derselben erwies sich schon früher als geschädigt. Hier wirkt also die Luft als Gift; zulängliche Untersuchungen fehlen aber auch in dieser Frage. Nur soviel sei hier noch erwähnt, daß die Sporen von anaeroben Arten gegen Sauerstoffzutritt ganz unempfindlich sein dürften. Wenigstens hat man die Sporen des *Bac. amylobacter* während 15 Wochen in einer Luft gehalten, die 25 Gramm Sauerstoff im Liter enthielt, d. h. in Sauerstoff, der unter einem Druck von 20 Atmosphären stand, ohne daß Schädigung eingetreten wäre.[2]) Die Sporen des vorher genannten „*Bac. butyricus*" waren nach 265-tägigem Liegen an der Luft „abgeschwächt", nicht getötet. Ob dabei aber wirklich der Sauerstoff schädigend wirkte, entzieht sich meinem Urteil.

1) Vahle, E., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 78.
2) Bredemann, G., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. A.

Wir haben nun weiter zu beachten, daß die Einzelfunktionen der Zelle nicht in gleicher Weise vom Sauerstoffzutritt abhängen. Zellteilung, Sporenbildung, Beweglichkeit, Farbstoffbildung, Enzymproduktion, haben alle ihr Sonderverhältnis zum Sauerstoff. Es ist oben schon erwähnt worden, daß die Sporenbildung der Anaeroben bei reichlicherem Sauerstoffzutritt erfolgen kann als die vegetative Zellteilung, und einige andere Beispiele werden wir nachher zu erwähnen haben.

Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß das Maß des Sauerstoffbedürfnisses auch abhängt von der sonstigen Lebenslage, zumal der Ernährung. Es wird später (Kap. XIV) noch die Rede davon sein müssen, daß das Leben ohne Sauerstoff vielfach nur bei Zufuhr bestimmter guter Nährstoffe, die für diesen Zweck taugen, möglich ist. Zumal Zuckerarten sind für diesen Zweck geeignet. Besonders bei den fakultativ Anaeroben ist es häufig leicht zu beobachten, daß sie bei Sauerstoffzutritt weniger große Ansprüche an die Qualität der Nahrung stellen als bei Sauerstoffentzug.

All das Erwähnte würde aber noch nicht gegen jene Einteilung in Aerobe, fakultativ Anaerobe und Anaerobe sprechen, sondern nur zeigen, daß sie die Frage nicht erschöpft; was man mit Recht[1]) dagegen eingewendet hat, ist vielmehr, daß sie nur mit Sauerstoffmangel einerseits, Sauerstoffzutritt andererseits rechnet, ohne die Menge des zutretenden Sauerstoffs genauer zu präzisieren.

Häufig wird in der obigen Einteilung statt „Sauerstoff" auch „Luft" gesagt, dann wird zwar die Sauerstoffkonzentration festgelegt, aber unter den verschiedenen möglichen diejenige willkürlich herausgegriffen, die in der Atmosphäre vorhanden ist. Und doch muß sowohl der Laboratoriumsphysiologe wie auch der Biologe, der die natürlichen Standorte im Auge hat, daran denken, daß für das Bakterienleben, z. B. in Sümpfen, auch geringere Sauerstoffkonzentrationen, als sie in der Luft vorliegen, von Bedeutung sind, und der erstere wird sich auch für die Frage interessieren, wie höherer Sauerstoffgehalt reiner Sauerstoff, sogar solcher, der unter dem Druck von mehr als einer Atmosphäre steht, wirkt.

Der erste sichere Beweis für die Richtigkeit der Überlegung, daß man die Abhängigkeit der Bakterien vom Sauerstoff als quantitatives Problem auffassen müsse, wurde mit der Entdeckung geliefert, daß Schwefelbakterien, Beggiatoen, ihr Sauerstoffoptimum bei einer niedrigeren Konzentration als derjenigen der Atmosphäre haben, durch absoluten Sauerstoffmangel aber getötet werden.[2]) Es folgten[3]) Untersuchun-

1) Arthur Meyer.
2) Winogradsky, S., Bot. Ztg. 1887, Bd. 45, S. 489.
3) Beijerinck, M. W., B. C. 1893, Bd. 14, S. 827.

gen, die nachwiesen, daß bewegliche Bakterien sich an solchen Stellen der Präparate ansammelten, an denen sie ihnen zusagende Mengen von Sauerstoff, je nach der Art bald mehr, bald weniger vorfanden; und es schlossen sich dann[1]) endlich Untersuchungen an, die mit einer bestimmten, zahlenmäßig festgestellten Sauerstoffkonzentration rechneten und die Abhängigkeit des Bakterienlebens von der Sauerstoffkonzentration in Form einer Kurve mit den drei bekannten Kardinalpunkten darzustellen suchten.

Wie wir nachher noch im einzelnen verfolgen werden, wurde dabei zunächst ermittelt, daß die anaeroben Arten ein spezifisch verschiedenes, naturgemäß recht tief liegendes Maximum der Sauerstoffkonzentration besitzen, daß aber auch aerobe Formen (*Bac. subtilis*) eine obere Grenze der zulässigen Konzentration dieses Gases haben. Weitere Untersuchungen ergaben, daß man für die verschiedensten Arten ein Minimum und Maximum der Sauerstoffkonzentration nachweisen kann, und daß die Lage dieser Punkte sowie ihr Abstand, die sog. Sauerstofflatitude der betr. Art, sehr verschieden ist. Gleichzeitig, z. T. auch schon vorher, wurden Stimmen laut, die sagten, daß die Lage des Maximums und Minimums sich mit den Lebensbedingungen verschiebt, ja sogar, daß so starke Angewöhnungen an höhere Sauerstoffkonzentrationen stattfinden könnten, daß Arten, die man sonst zu den anaeroben rechnet, sich der aeroben Lebensweise anpaßten. Wie weit das wirklich nachgewiesen ist, darüber später.

Im Laufe der eben geschilderten Entwicklung der Kenntnisse von den Beziehungen der Bakterien zum Sauerstoff tauchte dann noch eine weitere Meinung auf, die manchen Anhänger gefunden hat und die wir hier kurz besprechen wollen. Aus gewissen Beobachtungen zog man nämlich den Schluß, daß die sog. Anaeroben de facto diesen Namen zu Unrecht trügen, nämlich Aerobe seien, die aber nur geringe Sauerstoffmengen vertrügen, diese jedoch unbedingt nötig hätten. Sie seien „mikroaerophil“[2]) im Gegensatz zu den Aeroben, die besser als „makroaerophil“ zu bezeichnen seien. Dieser Anschauung liegt eine Wahrheit und ein Fortschritt gegen vorher zugrunde, die Erkenntnis eben, daß man nicht die Antithese: „Sauerstoff“ — „kein Sauerstoff“ machen dürfe, sondern fragen müsse: wieviel Sauerstoff? Im übrigen hat sie sich aber nicht betätigen lassen, denn es ist ganz sicher bewiesen, daß es anaerobe Bakterien gibt, die ohne jede Spur von freiem Sauerstoff

1) Chudjakow, N. v., B. C. II, 1898, Bd. 4, S. 389; Porodko, Th., Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 41, S. 1; Meyer, A., B. C. I, Or. 1909, Bd. 49, S. 305.

2) M. W. Beijerinck.

leben können. Dies wurde zuerst wohl ermittelt in einwandfreier Weise an Kulturen des *Clostridium Pasteurianum* (*Bac. amylobacter*), das in einer Nährlösung, durch welche ein Strom von verläßlich reinem Stickstoff geleitet wurde, gezüchtet wurde und gut gedieh. Neuerdings hat man[1]) das z. B. auch für den fak. anaeroben *Bac. asterosporus* mittels einer interessanten Technik über allen Zweifel erhoben, gleichzeitig die Möglichkeit eines beliebig langen Lebens ohne Sauerstoff bewiesen. Mehrere, durch seitlich angeschmolzene Glasröhrchen miteinander verbundene Reagensröhrchen wurden mit Nährlösung beschickt, deren Niveau die Ansatzstellen jener Seitenröhrchen nicht erreichte. Das erste Reagensrohr wurde mit dem genannten *Bacillus* beimpft, der ganze Apparat nach außen dicht verschlossen, z. B. zugeschmolzen bis auf ein kleines Röhrchen, durch das die Luft aus dem Innern ausgepumpt, und das dann zugeschmolzen wurde.

Auch durch geeignete chemische Mittel, auf die wir nachher noch zu sprechen kommen, wurde in anderen Fällen der Sauerstoff entfernt. Bald entwickelten sich die Bakterien im ersten Röhrchen, durch leichtes Neigen des kleinen Apparats konnte dann leicht durch das seitliche Röhrchen ein Tröpfchen aus dem ersten in das zweite bis dahin sterile Reagensröhrchen gebracht werden, dann aus diesem, sobald sich darin eine Vegetation entwickelt hatte, in das dritte usw. So konnten beliebig viele „Generationen" gezüchtet werden, ohne daß inzwischen auch nur die geringste Spur Sauerstoff hätte zutreten können. Die Bakterien entwickelten sich im letzten Röhrchen ebenso schnell und ebenso kräftig wie im ersten. Das zeigt also, daß anaerobe und auch fak. anaerobe Spaltpilze auf die Dauer ohne Luft leben können (zureichende Nährstoffzufuhr vorausgesetzt). Dieser Nachweis ist von Bedeutung, weil auch die Meinung verfochten worden war, daß die anaeroben und zumal die fak. anaeroben nur temporär anaerob seien, also von Zeit zu Zeit wieder der Auffrischung durch Luftzutritt bedürften. Auf gleiche Weise konnte sodann auch gezeigt werden, daß solche fak. anaerobe, die bei Luftzutritt unbedingt besser gedeihen als ohne Luft (*Bact. coli*), ebenfalls beliebig lange Zeit im sauerstofffreien Raum gezüchtet werden können.[2])

Wir wenden uns nun jenen exakten Versuchen über die Abhängigkeit der Spaltpilzarten, und zwar bestimmter Lebenserscheinungen von der Sauerstoffkonzentration zu.[3])

1) Kürsteiner, J., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 1.
2) Burri, R, B. C. II, 1906, Bd. 17, S. 804.
3) Meyer, Arthur, B. C. I, Or., 1909, Bd. 49, S. 305.

Am besten und, wie wohl wir sagen dürfen, fast unverdient gut, wenn wir die vollkommen mangelhaften Kenntnisse bei anderen Arten vergleichen, sind in dieser Beziehung verschiedene Arten der Gattung *Bacillus* untersucht, und zwar hauptsächlich die Abhängigkeit der Sporenkeimung oder, was ziemlich auf dasselbe hinauskommt, des vegetativen Wachstums der Zellen vom Maße des Sauerstoffzutritts. Die Sporenbildung zeigt durchgängig ein anderes Verhalten, wir werden darüber nachher noch einiges hören. Die Sporen der zu den Versuchen herangezogenen Arten befanden sich dabei auf der Oberfläche eines mit Zucker versetzten Nähragars, also unter genau definierten, identischen Bedingungen. Beginnen wir mit dem Typus, der z. B. durch *Bac. amylobacter* vertreten wird, also einem „anaeroben" Spaltpilz. Wie wir soeben gehört haben, fehlt hier ein Minimum, er gedeiht bei 0 Gramm Sauerstoff im Liter. Das Maximum liegt bei 25 Milligramm Sauerstoff im Liter. Das Optimum bei einer so geringen Sauerstoffspannweite festzustellen, stößt begreiflicherweise auf Schwierigkeiten.

Als zweites Beispiel behandeln wir einen „fak. Anaeroben", und zwar den *Bac. asterosporus*. Auch hier fehlt, wie oben schon gesagt, das Minimum. Das Maximum liegt aber sehr hoch, nämlich bei 5600 Milligramm im Liter. Ein höheres Maximum ist bisher bloß bei einer einzigen anderen Art, dem *Bac. parvus*, gefunden worden; *Bac. asterosporus* hat also eine verhältnismäßig enorme Spannweite. Das Optimum liegt für *asterosporus* bei 100 Milligramm im Liter, d. h. also weit unter dem Sauerstoffgehalt der Luft, welche bei 18 Grad und 750 Millimeter Druck 276 Milligramm Sauerstoff im Liter führt.

Auch andere fak. anaerobe Arten haben, früheren Angaben zufolge, ein sehr hohes Sauerstoffmaximum; sie sollen größere Sauerstoffmengen vertragen als Aerobe.[1])

Es folgen nun in analoger Weise einige Beispiele für verschiedene „aerobe" Typen.

Bac. mycoides. Minimum bei $4^1/_2$, Optimum bei 70, Maximum bei 1340 Milligramm Sauerstoff im Liter. Hier liegt also das Optimum auch weit unter Atmosphärendruck.

Hieran schließt sich eine Aerobengruppe, deren Optimum bei Atmosphärendruck liegt, z. B. *Bac. parvus*, dessen Minimum bei 3, Optimum bei 276 und Maximum bei 5690 mg im Liter liegt. Oder auch *Bac. carotarum*, mit einem Minimum bei 7, Optimum bei 276 und Maximum bei 2160 mg im Liter. Endlich kommt eine Aerobengruppe, deren Optimum noch höher liegt, und zwar so hoch, daß sie es in

1) Porodko, Th., Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. 41, S. 1.

natura nie erreichen können. Hierher der *Bac. subtilis*, dessen Kardinalpunkte bei $4^1/_2$, 400 und 4320 mg im Liter liegen, oder *Bac. lactis*, dessen Minimum bei 20 mg (also verhältnismäßig hoch), Optimum bei 400 und Maximum bei 1330 mg im Liter sich befindet. Zu beachten ist bei dem letzgenannten die verhältnismäßig geringe Latitude der Sauerstoffspannung.

Ein Rückblick auf diese Aeroben zeigt uns, daß es eine recht bunte Gesellschaft ist. Was das Minimum angeht, so kann man zwar sagen, daß die meisten zur Not mit recht geringen Sauerstoffmengen auskommen. *Bac. lactis* ist schon auffallend anspruchsvoll in der Beziehung. Sonst kommen recht anspruchsvolle Aerobe, z. B. *Bac. tumescens* oder *silvaticus*, wie hier noch nachgetragen sei, mit etwa 10 mg im Liter aus. Das Optimum liegt aber sehr verschieden, entweder unter, bei oder über dem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre; auch über das Maximum ist Allgemeingiltiges nicht zu sagen.

Von nicht sporentragenden Formen sind noch *Spirillum volutans* und *rubrum* untersucht.[1]) Bei *Spirillum volutans* liegt das Minimum zwischen 1 und 5 mg, das Optimum reicht von 70 mg bis etwa zum Atmosphärendruck, das Maximum ist mit 5 Atmosphären noch nicht erreicht. Das Minimum für *Spirillum rubrum* liegt tiefer, nämlich zwischen $^1/_2$ und 1 mg, das Optimum fällt mit dem von *Spirillum volutans* zusammen, das Maximum ist mit 5 Atmosphären schon überschritten. Diese Zahlen gelten für das vegetative Wachstum dieser Schraubenbakterien auf sog. Spirillenagar — (ein Agar, der im Liter Fleischwasser je 1 Gramm Pepton, Ammoniumsulfat und Kaliumnitrat enthält). Sonst liegt für nicht sporenführende Bakterien brauchbares Zahlenmaterial kaum vor. Wir erwähnen noch, daß für den Choleravibrio das Optimum oberhalb des Sauerstoffgehaltes der Luft liegt.[2])

Jetzt, nach Kenntnisnahme dieser Daten, können wir auch erst ganz klar auseinandersetzen, was wir oben schon andeuteten: Warum die Definition der Aeroben, Anaeroben und fak. Anaeroben als Formen, die Sauerstoff bedürfen, ohne Sauerstoff leben müssen, und mit wie ohne Sauerstoff leben können, nicht ausreicht. Wir können nach dieser Definition keine scharfe Grenze ziehen zwischen Anaeroben und fak. Anaeroben, weil eben alle Anaeroben gleichzeitig fak. anaerob sind, wenn sie gleich nur eine geringe Spannweite, d. h. ein tiefliegendes Maximum haben. Anaerobe, die durch die geringsten Spuren Sauerstoff am Leben gehindert werden, „obligat Anaerobe" in der strengsten Bedeutung des

1) Vahle, E., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 78.
2) Süpfle, K., B. C. I, Or., 1910, Bd. 53, S. 369.

Wortes, sind bislang nie nachgewiesen, und es ist sehr zweifelhaft, ob sie überhaupt existieren.

So muß man denn jene Definition anders zu fassen suchen, und zwar etwa folgendermaßen[1]): Anaerob sind solche Spaltpilze, die kein Sauerstoffminimum und ein tief liegendes Maximum, etwa bei 50 mg Sauerstoff im Liter haben. Fakultativ anaerob diejenigen, denen ein Minimum ebenfalls fehlt, deren Maximum aber höher, sagen wir mindestens beim Sauerstoffgehalt der Atmosphäre liegt.

Aerob sind dann alle Arten, die ein oft recht tiefliegendes Minimum besitzen, deren Maximum aber ganz verschieden liegen kann; in dieser Hinsicht ist nur soviel zu sagen, daß aerobe Arten, deren Maximum unterhalb des Sauerstoffgehaltes der Atmosphäre liegt, bis dato noch nicht nachgewiesen werden konnten.

Auf Berücksichtigung des Optimums verzichten wir bei dieser Einteilung. Bei den Aeroben ist ein solches vielfach leicht nachweisbar; vgl. die oben angeführten Zahlen; bei den fak. Anaeroben (z. B. *B. asterosporus* und *Bact. coli*) liegt es nicht bei Sauerstoff-Null, sondern bei einer bestimmten Sauerstoffkonzentration; ob es fak. Anaerobe mit dem Optimum bei völligem Sauerstoffmangel gibt, ist nicht bekannt; diese wären richtiger als fak. aerob zu bezeichnen. Wo das Optimum der Anaeroben liegt, ist z. B. an *Bac. amylobacter* wegen der geringen Sauerstofflatitude nicht nachweisbar gewesen. Auf die Frage, ob andere Anaerobe ein Optimum bei einem gewissen, sehr kleinen Sauerstoffdruck haben, kommen wir noch zu sprechen.

In dem eben festgelegten Sinn wollen wir nun im folgenden die Ausdrücke aerob, anaerob, fak. anaerob gebrauchen. Die Einteilung ist klar und scharf, insofern allerdings willkürlich, als wir die Lage des Maximums bei Anaeroben und fak. Anaeroben nach Gutdünken festgelegt haben. Um diesen Mangel abzuhelfen, hat man[1]) vorgeschlagen, für praktische Zwecke die Spaltpilze vorläufig nur in zwei Gruppen zu teilen, deren Grenze zwar auch willkürlich, aber doch in biologischer Hinsicht recht zweckmäßig festgelegt wird, nämlich beim Sauerstoffgehalt der Luft, und zwar nennt man nach diesem Vorschlag „aerophil" die in Luft gedeihenden Formen, während „aerophob" solche heißen, die in Luft nicht zu wachsen vermögen, weil ein Gehalt von 276 mg Sauerstoff im Liter ihnen schon zuviel ist.

Wenn wir gleichwohl fürderhin doch auch die drei andern, vorher genannten Bezeichnungen anwenden werden, so hat das einen triftigen Grund, den wir am besten an einem Beispiel klar machen können;

1) Arthur Meyer.

„Aerophil" sind sowohl *Bac. asterosporus*, der ganz ohne Sauerstoff gedeihen kann wie z. B. *Bac. lactis*, der ein verhältnismäßig anspruchsvoller Aerober ist. Und es ist notwendig, eine kurze Bezeichnung zu haben, durch die man die verschiedenartige Beziehung zweier solcher Arten zum Sauerstoff andeutet. Wenn wir später hören werden, daß dem „fak. anaeroben" *Bac. asterosporus* die Fähigkeit, freien Stickstoff zu binden, zukommt, so wissen wir sofort, daß dieser wichtige Prozeß hier mit wie ohne Sauerstoffzutritt verläuft; aus der Bezeichnung: „aerophiler" *Bac. asterosporus* können wir dies nicht entnehmen.

Das einzig Richtige wäre es offenbar, jede Art nicht durch diese oder jene Bezeichnung in ihrem Verhältnis zum Sauerstoff zu kennzeichnen, sondern dadurch, daß man die Lage der drei Kardinalpunkte neben ihren Namen setzt; z. B. *Bac. mycoides* $-4{,}3 + 70/1060$ oder *Bac. asterosporus* $- 0 + 100/5600$. Das wäre aber erst dann durchführbar, wenn die experimentelle Durcharbeitung dieser Fragen unendlich viel weiter fortgeschritten wäre, als sie es heutigentages ist.

Zur Ergänzung muß nun noch folgendes ausgeführt werden:

Vergleicht man die Zahlen, die wir vorhin über *Spirillum rubrum* auf Grund neuerer Angaben in der Literatur brachten, mit früheren Angaben, so wird man eine Übereinstimmung vermissen. Dies Spirillum soll nämlich früher, bald nachdem man es eingefangen hatte, „anaerob" gewesen sein, sich aber allmählich dem aeroben Leben angepaßt haben; und auch sonst gibt es Angaben genug, denen zufolge solche Angewöhnung stattgefunden haben soll. Das wird z. B. für manche pathogene Formen, den *Bac. botulinus*, den *Bacillus* des malignen Ödems und Emphysems u. a. behauptet. Ferner auch für das oben genannte „*Bactridium*"[1] *butyricum*[2]), das durch langsame Erhöhung des Sauerstoffgehaltes allmählich an eine zehnmal so große Menge dieses Gases gewöhnt werden konnte, als es vorher vertrug. Nun muß man sagen, daß derartige Angewöhnungen an andere Sauerstoffmengen, seien es größere, seien es geringere, wohl denkbar sind, auch mutationsartige Veränderungen könnte man dabei im Auge haben, und man muß weiter sagen, daß solche Angaben, wenn sie sich mehren sollten, die Möglichkeit einer Charakteristik der Arten durch drei bestimmte Kardinalpunkte der Sauerstoffspannung in Frage stellen würde. Ehe aber diese Angaben über Angewöhnung an anderen Sauerstoffgehalt mit Hilfe ebenso zuverlässiger Methoden erhärtet worden sind als die Festlegung

1) *Bactridium* nennt A. Fischer die lateral begeißelten Stäbchen, mit oder ohne Sporenbildung.

2) Chudjakow, N. v., B. C. II, 1898, Bd. 4, S. 389.

der Kardinalpunkte, die oben zahlenmäßig belegt wurden, muß die Frage offen bleiben und wird man gut tun, sich an jene sicheren Zahlen zu halten.

Gehen wir nun auf einige weitere Erfahrungen der neueren Zeit ein, welche die in Rede stehende Frage illustrieren und deren Besprechung uns gleichzeitig auf die Probleme hinweist, die, jetzt noch nicht ganz geklärt, eingehenderer Behandlung wert sind.

Manche anaerobe Spaltpilze, so der *Bac. putrificus coli*, ein durch endständige Sporen ausgezeichneter Darmbewohner, der z. B. auch, wenngleich nicht häufig, in Milch anzutreffen ist, ferner das sog. *Plectridium foetidum*, eine Art, die bei der Bereitung von Weichkäse eine Rolle spielt, übrigens auch für identisch mit dem erstgenannten gehalten wird, sollen, wenn sie einmal in Kultur bei Sauerstoffentzug „angegangen" sind, nachher auch bei vollem Luftzutritt weiterwachsen können. Hier würde also durch Veränderung der Nährlösung allmählich aerobes Leben ermöglicht werden, man könnte an die Wirkung ausgeschiedener Stoffwechselprodukte denken, welche dem Sauerstoff gegenüber eine schützende Wirkung entfalteten. Von anderer Seite, der Schule nämlich, welcher wir die Kenntnis der oben angeführten Kardinalpunkte der Sauerstoffkonzentration verdanken, werden solche und ähnliche Beobachtungen ganz anders gedeutet. Wasser und so auch Nährlösungen enthalten bei 10 Grad nur etwa 10 mg, bei 40 Grad nur etwa 6 mg Sauerstoff im Liter, wenn Luft über der betr. Flüssigkeit steht. Impft man nun solche Nährlösungen mit Zellen einer luftscheuen Art und zwar reichlich, so werden sich die nicht großen, im Wasser gelösten Sauerstoffmengen auf viele Zellen verteilen, so daß jede Zelle nicht oberhalb des Maximums der Sauerstoffspannung gelangt und so ein zunächst durch den Sauerstoff vielleicht etwas beeinträchtigtes Leben führt.

Nun ist (zum erstenmal an *Bac.* (*Bactridium*) *butyricus*) nachgewiesen, daß anaerobe Arten, die bei geringem Sauerstoffzutritt gezüchtet werden, Sauerstoff absorbieren; also wird dann bald auch hierdurch der Sauerstoffgehalt der Flüssigkeit sinken und Bedingungen für Leben ganz ohne Sauerstoff geschaffen sein. Später helfen dann auch die Gase, die bei der Gärung entstehen, Wasserstoff, Kohlensäure, die letzten etwa noch vorhandenen Sauerstoffspuren austreiben und verhindern, daß neuer Sauerstoff von außen eindringt. Auf solche Weise wäre also das Wachstum anaerober Formen im „offenen Kolben" zu erklären und nicht mit allmählicher Anpassung an Luft. Speziell auf diese Frage gerichtete Untersuchungen am *Bac. amylobacter* haben bei diesem denn auch keine Verschiebung der Kardinalpunkte ergeben.

Diese Anschauung ist recht einleuchtend, doch muß hervorgehoben

werden, daß sie einen Punkt noch nicht erklärt: daß anaerobe Formen in manchen Fällen nachweislich durch Zucht bei beschränktem Sauerstoffzutritt geradezu gefördert werden. Dies wurde u. a. gefunden bei bestimmten Milchsäurebakterien, dem der Molkereipraxis unter dem Namen *Bact. casei ε* bekannten Spaltpilz, einem langstäbchenförmigen Milchsäurebildner, der bei beschränktem Sauerstoffzutritt erhebliche Mengen Säure bildet und besser wächst als bei totalem Luftabschluß.[1]) Sodann an gelüfteten Kulturen des *Bac. putrificus.*[2])

Wurde dieser Spaltpilz in vollkommen Sauerstoff-freigemachten, mit Zuckerbouillon als Nährlösung beschickten Röhrchen gezüchtet, so entwickelte er sich kräftiger, wenn man einige Zeit nach Beginn der Kultur, wenn die Nährlösung durch das Bakterienwachstum ganz schwach getrübt oder auch noch ganz klar war, Luft zutreten ließ. Sehr anschaulich ist auch folgender Versuch: Man beimpft Nähragar mit *Bac. putrificus* und läßt ihn im Reagensglas in hoher Schicht erstarren. Die Bakterien entwickeln sich unter Trübung des Agars, aber nur in einiger Entfernung von der Oberfläche; die obersten Schichten bleiben wegen allzustarken Luftzutritts klar; an der Grenze zwischen klarem und getrübtem Agar aber ist eine Zone, in der das Wachstum ganz besonders lebhaft ist. Auch dies läßt auf fördernde Wirkung geringen Luftzutritts schließen. Allerdings ist zu beachten, daß aus den obersten wachstumfreien Schichten reichliche Nährstoffe in jene Zone verstärkten Wachstums diffundieren, auch Stoffwechselprodukte, die hemmend wirken können, sich in dieser Zone weniger als weiter unten bemerklich machen. *Clostridium Americanum*[3]), eine „Form" des *Bac. amylobacter*, wird gleichfalls durch geringe Sauerstoffmengen gefördert. Seine Gärtätigkeit soll sogar unter Umständen infolge vollkommenen Sauerstoffmangels stocken, durch Sauerstoffspuren aber wieder in Gang zu bringen sein.

Auf zweierlei verschiedene Weise wird diese fördernde Wirkung von Sauerstoffspuren auf die Anaeroben zu erklären versucht.

Entweder mit der Annahme, daß durch die hinzukommende Sauerstoffatmung das Maß der Betriebsenergie gesteigert und so das Wachstum gefördert werde, oder auch auf Grund folgender Überlegung:

Wir werden im nächsten Abschnitt noch hören, daß alle Gifte in geringen Dosen nicht schädlich, sondern anregend wirken. So wäre denkbar, daß die geringen Mengen des in großen Dosen für die Anaeroben giftigen Sauerstoffs, eine den Stoffwechsel und das Wachstum

1) Koestler, G., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 128.
2) Burri, R. u. Kürsteiner, J., B. C. II, 1908, Bd. 21, S. 289.
3) Pringsheim, H., B. C. II, 1908, Bd 21, S. 673.

anreizende Wirkung auf die Anaeroben ausübte. Auf letztgenannte Weise hat man z. B. die anregende Wirkung erklären wollen, die geringe Sauerstoffmengen auf aerophobe Milchsäurebakterien ausüben.[1]) Ob eine dieser beiden Erklärungen das Richtige trifft, und wenn ja, welche von beiden, läßt sich beim heutigen Stand der Kenntnisse schlechterdings nicht sagen. Nur sei nur noch in Ergänzung früherer Ausführungen bemerkt, daß die offengelassene Frage, ob Anaerobe ein Optimum des Sauerstoffgehalts haben, für diese Fälle, die wir eben schilderten, mit ja zu beantworten wäre.

Eine längst bekannte Tatsache ist es, daß man aerobe und anaerobe Arten gemeinsam in Mischkultur ohne jede Beschränkung der Luftzufuhr zur Nährlösung züchten kann. Das ist sogar oft die bequemste Methode, aerophobe Formen in Rohkultur aus dem Freien einzufangen. Zur Erklärung genügt vollkommen die Annahme, daß die gleichzeitig sich entwickelnden Aerophilen den Sauerstoff mit Beschlag belegen und so den Aerophoben gute Wachstumsbedingungen schaffen. Die andere Annahme, daß die ersteren durch Ausscheidung von Stoffwechselprodukten letzteren das Leben bei vollem Luftzutritt ermöglichen, ist noch zu beweisen, jedenfalls nicht sicher begründet. Wie dem auch sei, solche Mischkulturen demonstrieren in sehr anschaulicher Weise, daß in der freien Natur die Aerophoben nicht allein tief unten im Sumpfschlamm oder ähnlichen Orten vorkommen können, sondern auch ganz oberflächlich im durchlüfteten Boden. Ohne Zusammenleben mit aerophilen Wesen wäre das unmöglich. In manchen der hierhergehörigen Fälle kann man sogar an ein engeres Zusammenleben denken. So hat man in bestimmten Kulturen, die uns später noch beschäftigen werden, kleine kefirkornähnliche Gebilde beobachtet, die bestanden aus dem aerophoben *Clostridium Pasteurianum* und aerophilen Arten, die jenem das üppigste Gedeihen ohne andere Beschränkung des Luftzutritts ermöglichten. Solch enges Zusammenleben darf man wohl unbedenklich als „Symbiose" bezeichnen und diese Körnchen als sog. „Konsortien"[2]) zwischen zwei oder mehreren in Symbiose lebenden Organismen.

Wir schließen hier wohl am besten die Besprechung einer äußerst eigenartigen Erscheinung[3]) an, die zeigt, daß unter Umständen aerophilen Bakterien, die im luftleeren Raum gehalten werden, durch gleichzeitige Anwesenheit bestimmter, farbstoffbildender Bakterien bestimmte Lebensäußerungen, z. B. Bewegungserscheinungen, ermöglicht werden,

1) Köstler, G., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 416.
2) J. Reinke.
3) Pfeffer, W., Ber. math. nat. K. sächs. Ges. d. Wiss. 27. VII. 1896.

die sonst nur bei Sauerstoffzutritt stattfinden, indem die gefärbten Formen sog. locker gebundenen Sauerstoff in den luftleeren Raum abgeben und so ihren Genossen zur Verfügung stellen. Wenn man z. B. *Bact. termo, Spirillum undula, Sp. tenue* im Hängetropfen einer mikroskopischen Gaskammer umherschwärmen läßt und nun Wasserstoff behufs Verdrängung der Luft durchleitet, so stockt alsbald die Bewegung. Hat man aber gleichzeitig Zellen des *Bact. brunneum, cinnabarcum, janthinum. Micrococcus agilis, citreus* auf den Boden der Gaskammer gebracht, so geben dieselben Sauerstoff ab, und die Bewegung jener anderen, die mit der Verdrängung des Sauerstoffs durch den Wasserstoffstrom aufgehört hatte, beginnt, sobald man mit dem Durchleiten von Wasserstoff aufhört. Es konnte nachgewiesen werden, daß die Abgabe locker gebundenen Sauerstoffs seitens der genannten Arten an den Farbstoff gebunden ist; denn sie geben auch nach Abtötung Sauerstoff ab, falls ihr Farbstoff erhalten geblieben ist; gleiches tun auch die gefärbten alkoholischen Extrakte der genannten Bakterien. Durch Gasanalysen, die lege artis angestellt wurden, war festzustellen, daß 1 g *Bact. brunneum* fast $^1/_2$ ccm Sauerstoff an den leeren Raum abzugeben vermag. Da die betr. gefärbten Bakterien aerob sind, ist es aus biologischen Gründen leicht verständlich, daß sie sich eine derartige „Reserve an locker gebundenem Sauerstoff" halten, für den Fall, daß ihnen einmal in natura Erstickung drohen sollte; eigenartig ist aber, daß sie von diesem Vorrat auch an andere Formen abgeben. Die ganze Erscheinung ist wohl eine der interessantesten, die uns auf dem Gebiet, das die Beziehungen der Bakterien zum Sauerstoff der Luft behandelt, entgegentreten, eigenartigerweise haben sich umfangreiche Untersuchungen an die Studien, über die eben referiert worden ist, noch nicht angeschlossen.

Wir haben nun noch ein paar Bemerkungen über die formative Beeinflussung der Bakterien durch das Maß der Sauerstoffspannung zu machen. Einiges darüber haben wir schon gehört: So die Erscheinung, daß die Sporenbildung aerophober Arten durch Zutritt von Sauerstoff ausgelöst werden kann (z. B. *Bac. tetani*); daß hiermit die Empfindlichkeit der vegetativen Zustände und die Unempfindlichkeit der Sporen gegen viel Sauerstoff im Einklang steht, leuchtet ein; doch muß betont werden, daß noch eingehendere Studien über diese Fragen notwendig sind; aus den Angaben der Literatur kann man sich ein sicheres Urteil darüber kaum bilden, ob bei den Anaeroben allgemein das Maximum der Sporenbildung höher liegt als das des vegetativen Wachstums und der Sporenkeimung, und ein Studium der Frage nach der quantitativen Seite hin fehlt noch gänzlich. Ferner haben wir schon erwähnt, daß

Anaerobe auch bei Sauerstoffmangel durch Nahrungsentzug zur Sporenbildung veranlaßt werden können. Nachgewiesen ist das für *Bac. amylobacter* und *putrificus*.

Daß auch bei Aerophilen reichlicher Sauerstoffzutritt die Sporenbildung fördern kann, darauf haben wir auch schon hingewiesen, als wir den typischen Entwicklungsgang des *Bac. subtilis* schilderten. Allzustarke Steigerung der Sauerstoffzufuhr dürfte aber die Sporenbildung ganz allgemein wieder hemmen, so daß bei den aeroben Bakterien die „Sauerstofflatitude" für die Sporenbildung nach oben wie nach unten geringer ist als für das vegetative Wachstum und die Sporenkeimung.

Auf die Abhängigkeit der Bewegungserscheinungen vom Sauerstoffzutritt kommen wir später noch zurück; wir sagen hier nur soviel, daß alle fak. Anaeroben, die man untersucht hat, bei Sauerstoffausschluß, entweder sofort oder auch erst nach Stunden, jedenfalls aber über kurz oder lang, unbeweglich werden, d. h. der „Geißelstarre" verfallen. Bei Wiederzutritt von Sauerstoffspuren tritt alsbald Bewegung wieder ein. Zusatz von bestimmten Stoffen, wie Zuckerarten, kann bewirken, daß die Bewegungsfähigkeit ohne Sauerstoffzutritt längere Zeit andauert.[1]) Nur kurz sei darauf hingewiesen, daß bei fakultativ Anaeroben auch andere Partialfunktionen, so Farbstoffbildung, durch zu geringen Sauerstoffzutritt ausgeschaltet werden können, um bei reichlichem Sauerstoffzutritt wieder zurückzukehren.

Auch phylogenetische Spekulationen haben sich der Frage nach den Beziehungen der Bakterien zum Sauerstoff bemächtigt. Ein Forscher[2]) hat die Ansicht ausgesprochen, daß die ersten Bakterien auf Erden gegen Sauerstoff indifferent gewesen seien, von großer Sauerstofflatitude wie etwa der *Bac. asterosporus*, und daß sich aus diesen die aerophilen einerseits, die aerophoben andererseits in Anpassung an bestimmte Standorte entwickelt hätten. So anregend es sein mag, solche Fragen zu diskutieren, eine endgültige Beantwortung wird kaum je möglich sein.

Noch zwei Worte über die Technik der Bakterienzüchtung mit Rücksicht auf den Sauerstoffzutritt.

In jeder offenen Rohkultur finden sich aerophile und aerophobe Arten miteinander gemischt vor. Die ersteren an der Oberfläche hausend, die anderen mehr in der Tiefe oder gleichfalls an der Oberfläche, und dann vor dem Sauerstoff durch die luftliebenden Mikroben geschützt. Will man aerophile und aerophobe isolieren, etwa mittels der gewöhn-

1) Porodko, Th., Jahrb. f. wiss. Bot,, 1904, Bd. 41, S. 1; Ritter, G., B. C. II, 1907, Bd. 20, S. 32.

2) Burri, R., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 804.

lichen Plattenmethode, so wird man, um die ersteren zu gewinnen, die Platten möglichst flach gießen. In Reinkultur kann man sie dann, wie schon erwähnt, in Form von Gelatine- oder Agarstrichkulturen weiterzüchten oder in Nährlösung in flacher Schicht; nötigenfalls kann man auch Luft durch die Lösungen leiten, so für Sauerstoffzufuhr sorgend und flüchtige Stoffwechselprodukte, zumal Kohlensäure, die in zu großer Menge schädlich wirken könnten, entfernend. Auch kann man durch Verwendung einer Druckpumpe oder einer Sauerstoffbombe für Zucht in komprimierter Luft oder Sauerstoff sorgen, vermittelst eines Manometers den Druck ablesen und die in der Kultur herrschende Sauerstoffkonzentration berechnen.

Um andererseits aerophobe Arten zu isolieren, wird man die Platten recht dick gießen. Noch besser ist es, die Gallerte in ganz hoher Schicht im Reagensglas erstarren zu lassen. Haben sich dann im Innern Kolonien von luftscheuen Formen entwickelt, so zerschlägt man das Röhrchen, läßt den Gallertzylinder in eine sterile Glasschale gleiten und schneidet dann mit durch die Flamme gezogenem Messer die gewünschten Kolonien heraus, um dann von ihnen abzuimpfen.

Reinkulturen von aerophoben Formen kann man sodann in Reagensgläsern, die in üblicher Weise mit Wattepfropfen geschlossen sind, weiterzüchten in Form von Stichkulturen: es empfiehlt sich dann, die Gelatine oder den Agar kurz vor dem Beimpfen nochmals tüchtig auszukochen, dann recht schnell auf Eis erstarren zu lassen und schließlich die Bakterien durch recht tiefen Stich in die unteren, luftfreien Teile der Gallerte zu befördern. Nach dem, was oben über den Luftgehalt von Flüssigkeiten und Gallerten gesagt wurde, nimmt es nicht wunder, daß es so fast immer gelingt, selbst Arten, die sehr empfindlich gegen Sauerstoff sind, in Röhrchen zu züchten, die nach außen lediglich zur Verhinderung der Fremdinfektion mit Watte abgeschlossen sind.

In vielen Fällen aber ist es notwendig, durch feinere Methoden für Sauerstoffausschluß zu sorgen: Man kann das am einfachsten durch Auspumpen und darauf folgendes Verschließen, Zuschmelzen des Kolbens, Röhrchens usw. erreichen oder die Kulturkölbchen unter eine auf eine Glasplatte aufgedichtete Glocke bringen, die man evakuiert. Schließt man ein Barometer an, so kann man den Erfolg des Auspumpens kontrollieren, auch einen gewissen Luftdruck im Innern bestehen lassen und aus diesem ohne Mühe die Sauerstoffkonzentration im Innern berechnen. So würde man die Kardinalpunkte des Sauerstoffgehaltes für Wachstum, Sporenbildung usw. ermitteln können. Statt die Luft auszupumpen, kann man sie auch durch andere Gase verdrängen, z. B. Wasserstoff oder Stickstoff, die man hindurch-

leitet; doch ist das nur dann ratsam, wenn man für die absolute chemische Reinheit dieser Gase einstehen kann. Auch mittelst Durchleitung von Kohlensäure kann man die Luft verdrängen, muß aber daran denken, daß diese kein „indifferentes" Gas ist, sondern schädlich wirken kann.

Mit Rücksicht auf diese Frage sind zumal pathogene Formen untersucht: *Bact. typhi* verträgt Kohlensäure gut, auf Cholerabazillen wirkt sie wie auf höhere Wesen, nämlich als Gift. Auf das früher erwähnte *Bact. vermiforme*, das die Hauptmasse der Ingwerbierklumpen ausmacht, wirkt bei passender Ernährung eine Kohlensäureatmosphäre eigenartigerweise derart, daß es Gallerthüllen ausbildet. (Näheres im folg. Kap.)

Sehr empfehlenswert zur vollkommenen Entfernung des Sauerstoffs sind chemische Mittel, die ihn absorbieren, vor allem eine alkalische Lösung von Pyrogallussäure, die Sauerstoff aufnimmt und sich dabei bräunt. Man kann z. B., wie wir schon hörten, einen Wattepfropfen damit tränken, denselben über den gewöhnlichen Wattepropfen in Reagensglaskulturen schieben und dann das Röhrchen mit Gummistopfen fest zustöpseln.[1]) Weniger gut und minder üblich ist es, direkt zur Nährlösung sauerstoffentziehende, d. h. reduzierende Chemikalien zuzusetzen. Auch auf „biologische Weise" kann man Sauerstoff, zumal wenn es sich nur um geringe Spuren handelt, absorbieren lassen, indem man neben die Kultur der aerophoben Bakterien ein Gefäß mit kräftig gärender Hefe unter die abgedichtete und ziemlich vollkommen luftleer gemachte Glasglocke stellt. Die Hefe reißt mit größter Energie die letzten Spuren Sauerstoff an sich.

Noch sei in aller Kürze erwähnt, daß man versucht hat, und zwar wie es scheint mit Erfolg, durch kleine Stückchen lebendes Gewebe aus Organen höherer Tiere, welch erstere man in die Nährlösung warf, den Sauerstoff vollkommen zu absorbieren. Nur schade, daß häufig der sichere Nachweis fehlt, daß das Wachstum der Anaeroben nicht ebenso gut ohne jene Organstückchen erfolgt sein würde.

Ganz besonders wichtig ist es nun natürlich, daß eine über unsern Kulturlösungen oder sonstigen Nährböden stehende Atmosphäre, wenn wir sie für sauerstoffrei halten, das nun auch wirklich ist und während der ganzen Kulturdauer bleibt. Davon kann man sich auf verschiedene Weise überzeugen. So kann man zur Nährlösung etwas Methylenblau fügen; entfernt man die Luft, so entfärbt sich die Lösung, um sich bei Luftzutritt alsbald wieder zu bläuen.

1) „Wright-Burrischer Verschluß".

Oder aber man pumpt eine Glasglocke, unter der die Kultur steht, aus und mischt dann durch eine geeignete Vorkehrung, ohne die Glocke zu öffnen, eine gleichfalls darunterstehende wäßrige Lösung von Pyrogallussäure mit einer solchen von Kaliumhydrat; es darf sich dann diese nicht wesentlich verfärben und muß hell bleiben, bis man die Glocke öffnet. Interessant und ganz besonders sicher ist die Prüfung auf vollkommene Sauerstoffreiheit vermittels Kulturen von Leuchtbakterien[1]), die man zusammen mit den anaeroben Kulturen unter eine evakuierte Glasglocke stellt. Im sauerstoffreien Raum erlischt das Leuchten der Leuchtbakterien, um durch die allergeringsten Sauerstoffspuren wieder in die Erscheinung zu treten. Diese biologische Methode ist jener chemischen zweifellos überlegen, für den Fall, daß man der Leuchtkraft seiner Kulturen bei Sauerstoffzutritt ganz sicher ist. Daß alle diese Methoden der Zucht bei Luftabschluß sowohl bei Rein- wie bei Rohkulturen Anaerober verwendet werden können, braucht kaum besonders betont zu werden.

1) Kürsteiner, J., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 1; Bredemann, G., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. A.

Kapitel X.

Allgemeine Lebensbedingungen der Bakterien, II.

Maß des Sauerstoffzutrittes und Höhe der Temperatur, zwei Faktoren, deren Einfluß auf das Bakterienleben zu kennen sowohl für das Verständnis der Bakterienökologie, der Lehre von den Standortsbedingungen wie der Bakteriengeographie, der Lehre von den Verbreitungsbedingungen von größter Bedeutung ist, haben wir im vorigen Abschnitt behandelt. Eine nicht minder wichtige „allgemeine Lebensbedingung" ist der Wassergehalt ihrer Umgebung, und so wollen wir uns zunächst jetzt der Frage zuwenden, wie das Ausmaß des ihnen zur Verfügung stehenden Wassers auf die Lebenstätigkeit der verschiedenen Bakterienarten wirkt.

Daß nur mit Wasser durchtränktes und hinreichend versorgtes Protoplasma wie aller Wesen, so auch der Spaltpilze sein Leben sichtbarlich äußert, braucht nicht erst gesagt zu werden. Ohne Wasserzufuhr wird ein „latentes" Leben geführt, das über kurz oder lang erlischt.

Fragen wir zunächst, wie lange Zeit die Bakterienzelle im ausgetrockneten Zustand lebendig bleiben kann, derart, daß sie, wieder angefeuchtet und in gute Ernährungsbedingungen gebracht, wieder zum sichtbaren Leben erwacht, so hören wir, daß auch in dieser Beziehung eine sehr verschieden große Resistenz besteht. Das weiß zumal der Mediziner, für den es von größter Bedeutung ist, zu wissen, wie lange Zeit Krankheitserreger, an Staub angetrocknet, lebensfähig, d. h. gefährlich bleiben, und die ganze hygienische Literatur ist durchsetzt von Antworten auf diese Frage, die allerdings teilweise sehr wenig befriedigend übereinstimmen.[1])

Dieser Mangel an Übereinstimmung rührt daher, daß die Zellen aus älteren Kulturen sich anders verhalten wie solche aus jugendlichen, daß ferner die Frage, in welchem Medium die Bakterien eintrockneten, von großer Bedeutung ist; von verschiedenen pathogenen Bakterien hören wir, daß sie fast anderthalb Jahre lebend bleiben, wenn sie in Eiter oder in Blut angetrocknet waren, und zwar im Exsikkator, sonst aber eher absterben. Auch findet man Unterschiede, je nachdem man die

1) Vgl. z. B. Lehmann-Neumann, Atlas, Text S. 28.

Zellen langsamer oder schneller austrocknen läßt, und zumal ist natürlich von allergrößter Bedeutung für den Erfolg, ob totaler Wasserentzug im Exsikkator stattfindet, oder ob die Bakterien, an der Luft liegend, eintrocknen. Daß man endlich bei der Gattung *Bacillus* zu ganz verschiedenen Ergebnissen gelangt, je nachdem man die vegetativen Zellen oder die Endosporen austrocknen läßt, ist klar; haben wir doch eingangs die Sporen geradezu als Organe bezeichnet, die an die Möglichkeit des Austrocknens der Bakterienstandorte angepaßt sind. Zur weiteren Illustration dieser Frage führen wir nur einige wenige Zahlen an: Milchsäurebakterien[1]), d. h. vegetative Zellen, verharrten angetrocknet während sechs Jahren im latenten Leben, erst nach 10 Jahren waren sie abgestorben; aus solchen und ähnlich lautenden Angaben ist zu ersehen, daß Bakterien, auch wenn sie keine Sporen bilden, leicht durch den Wind auf sehr weite Strecken verbreitet werden können, was für das Verständnis bakteriengeographischer Daten, auf die wir später zu sprechen kommen, von Bedeutung ist. *Azotobacter* blieb in trockenem Boden lebendig, wenn die Bodenproben, in denen es sich befand, 160 Tage im Exsikkator ausgetrocknet worden war und sich dann noch weiter 148 Tage im lufttrockenem Zustand befanden.[2]) Essigbakterien, die am Platindraht angetrocknet waren, lebten bei Zimmertemperatur oder bei 40° fünf Monate; im Glasröhrchen im trockenen Zustand eingeschmolzen, lebten sie bei Zimmertemperatur auch fünf Monate, bei 2° aufbewahrt aber ein Jahr. Im durchfeuchteten Zustand aufbewahrt, starben sie sehr schnell ab; Austrocknung kann also die Lebensdauer verlängern.[3])

Was Sporen angeht, so darf man wohl sagen, daß sie in vielen Fällen fast beliebig lange Zeit im getrockneten Zustand lebend aufbewahrt werden können. Milzbrandsporen, in trockenem Gartenboden aufgehoben[4]), bleiben ganz sicher 15, nach andern Angaben über 20 Jahre lebend und keimen nach dieser Zeit zu ungeschwächten, giftigen Zellen aus.[5]) In trockenen alten Faulbrutmassen hat man die Sporen von *Bac. alvei* und *Brandenburgensis* noch nach 22 Jahren lebend angetroffen.[6]) Aus Bodenteilchen, die in getrocknetem Zustand während 92 Jahren an den Haarwurzeln von Moosen in einem Herbarium gelegen hatten, konnte man noch Kulturen der drei Sporenbildner: *Bac. mycoides, sub-*

1) Wehmer, C., Ref. B. C. II, 1907, Bd. 18, S. 338.
2) Keding, M., Diss. Kiel, 1906.
3) Hansen, E. C., Ref. B. C. II, 1901, Bd. 7, S. 439.
4) Heine, Ztschr. f. Hyg. 1905, Bd. 50, S. 123.
5) Vgl. auch Busson, B., B. C. I, Or. 1911, Bd. 59, S. 505.
6) Maaßen, A., Abt. a. d. biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch. a. K. Ges.-Amt 1905. Bd. 15, S. 1.

tilis und *vulgatus* (= *graveolens*?) („Kartoffelbakterium") gewinnen. Unter Umständen konnten aus 1 g Boden fast 90000 Kolonien erwachsen. Auch aus einem 23 Jahre alten Moosherbarium konnten massenhafte Bodenbakterien gezüchtet werden. — Die Sporen, die während so langer Zeit im trockenen Zustand verharrt hatten, waren offenbar in keiner Weise geschwächt; sie vertrugen trockene Hitze von 125 Grad während einer halben Stunde; bei 145 Grad waren sie nach einer halben Stunde tot.[1])

Was andersartige Sporen, Konidien oder äquivalente Gebilde angeht, so sind diese mit Rücksicht auf Austrocknungsfähigkeit noch wenig untersucht. Aus ökologischen Gründen wird man annehmen dürfen, daß die der Verbreitung durch Wasser angepaßten Konidien von Fadenbakterien wohl ziemlich empfindlich gegen Austrocknen sein werden, empfindlicher z. B. als die Arthrosporen der Myxobakterien, die durch den Wind verbreitet zu werden bestimmt sind; lieben doch, wie oben schon gesagt, die Myxobakterien überhaupt eine weniger feuchte Luft als die Bakterien im engeren Sinn. — Interessant ist es, die Resistenz von Samen höherer Pflanzen gegen Trockenheit damit zu vergleichen. Die Samen einiger „Unkräuter" bleiben gegen 50 Jahre im trockenen Zustand am Leben. Andere Samen haben bereits nach 25 Jahren ihre Keimfähigkeit eingebüßt. Samen der Lotosblumen sollen während 100 Jahren ein latentes Leben im trockenen Zustand führen.

Dieser kleine Ausschnitt aus der großen Literatur über die Abtötung der Bakterien durch Trockenheit muß hier genügen; wir wenden uns der Frage nach der Lebensfähigkeit und Lebensbetätigung bei behinderter Wasserzufuhr zu. Nach allem, was wir bereits gehört haben, könnte es so scheinen, als ob diese Frage für die Bakterien weitaus weniger in Betracht käme als für höhere Gewächse. Bei diesen finden wir ja zwei, durch Übergänge verbundene, verschiedene Typen, deren einer trockenen, der andere feuchten Standorten entstammt, und meistens kann es der Morphologe aus dem makro- und mikroskopischen Anblick der Gewebe erkennen, ob sie im feuchten oder trockenen Klima gelebt haben, ob die Pflanzen hygrophil oder xerophil sind. Diese Unterscheidung pflegt man nun freilich bei den Bakterien nicht zu machen; sehen wir von den Fruchtkörpern der Myxobakterien und einiger anderer Formen ab, so sind alle echten Bakterien als hygrophil, ja sogar besser noch als hydrophil (ὕδωρ, Wasser) zu bezeichnen, da alle ihre Ernährungs- und Gestaltungsprozesse unter Wasser, vielfach allerdings unmittelbar unter der Oberfläche oder im durchaus feuchten Raum am besten verlaufen. Spricht man auch von Wasserbakterien im

1) Nestler, A., Ber. d. d. bot. G. 1910, Bd. 28, S. 7.

engeren Sinn, so versteht man darunter diejenigen, die vorwiegend in größeren Wasseransammlungen, Seen usw. schwimmen oder schweben, ferner solche, die im fließenden Wasser vorkommen und festgewachsen sind. „Wasserpflanzen" sind aber alle typischen Bakterien. Für sie kommt weniger die Frage in Betracht, ob sie in trockener Luft wachsen können, als die andere oben gestreifte, wie lange sie darin ihr Leben fristen können.

Nun kennt aber der Biologe neben der eben behandelten physikalischen Trockenheit die sog. physiologische Trockenheit, und diese spielt im Bakterienleben eine gewaltige Rolle. Als physiologische Trockenheit bezeichnet man die Erscheinung, daß Wasser zwar in genügender Menge am Standort vorhanden ist, aber Stoffe gelöst enthält, welche die ungehinderte Aufnahme und Verwertung dieses Wassers durch die Pflanzen unmöglich machen. Solche Stoffe können zunächst — das ist der Fall, wenn ihre Konzentration eine ziemlich beträchtliche ist — weniger durch die chemische Qualität als durch ihre Quantität, dadurch, daß sie Wasser entziehen und eine „osmotische" Wirkung (S. 81 f.) ausüben, schädlich sein. Dabei kann es sich um ziemlich harmlose Stoffe handeln; in natura kommen vorwiegend Salze, wie z. B. Kochsalz, in Betracht, im Laboratoriumsversuch oder im menschlichen Haushalt auch organische Stoffe, z. B. Zuckerlösungen. Neben diesen osmotisch wirkenden Stoffen können aber auch solche Stoffe physiologische Trockenheit bewirken, welche durch ihre chemische Eigenschaften schädlich sind, oft schon dann, wenn sie in sehr geringen Mengen im Standortswasser gelöst sind, also sog. giftige Stoffe.

Betrachten wir zunächst das Bakterienleben in Abhängigkeit von der osmotischen Wirkung des Mediums! Das Verständnis dafür haben wir uns früher durch die Behandlung der Bakterienzelle als osmotischen Systems und durch die Besprechung plasmolytischer Erscheinungen ermöglicht (S. 80 f.).

Allbekannt ist es, daß man durch Einpökeln Fleisch haltbar machen kann; hier ist es die osmotische Leistung des Pökelsalzes, welche den dem Fleisch anhaftenden Bakterien die Vermehrung unterbindet, denn meist handelt es sich dabei nur um Hemmung; Abtötung des Bakterienlebens erfolgt zunächst nicht oder nur in mehr vereinzelten Fällen. Aus gleichen Gründen wird Gemüse durch Salzen haltbar gemacht. Wenn Fleischextrakt nicht verdirbt, so rührt das gleichfalls daher, daß er bis zu sehr starker Konzentration der in ihm vorhandenen Muskelsalze eingedickt ist. Die sog. Sojasauce[1]), ein vegetabilischer Fleischextrakt, seit

1) Saito, B. C. II, 1906, Bd. 17, S. 20.

alter Zeit bei den Japanern als „Würz- und Salzmittel“ gebräuchlich, kommt in flüssiger Form in den Handel und muß aus diesem Grund sehr stark gesalzen werden, um haltbar zu sein. Derartige Lösungen geben begreiflicherweise oft sehr gute Gelegenheit, Bakterien aufzufinden und einzufangen, die in stark salzhaltigen Lösungen noch gedeihen können. So hat man aus Soja mehrere Formen, u. a. das *Bacterium Sojae* und *Sarc. Hamaguchiae*, isoliert, die in 17prozentigen Kochsalzlösungen noch sich vermehren können, im Gegensatz zu den meisten andern Bakterien. Hier oder etwas höher, bei zirka 20 Prozent Kochsalz liegt die obere Grenze des osmotischen Druckes, die noch von vereinzelten Spaltpilzen vertragen wird, und ihr Wachstum nicht hemmt. Weitere Untersuchungen zeigen aber auch hier die außerordentlich große Verschiedenheit der einzelnen Arten. Der gefürchtete, bestimmte Formen der Fleischvergiftung erregende *Bac. botulinus* ist schon in 6prozentiger Kochsalzlösung vermehrungsunfähig[1]); da dieser wie auch andere Bakterien gegen Säuren recht empfindlich ist, kann man oft zweckmäßigerweise Salzen und schwaches Säuern haltbar zu machender Nahrungsmittel kombinieren. — Daß man beim Salzen vom hygienischen Standpunkt auch des Guten zuviel tun kann, lehrt hübsch die folgende Erfahrung: Bekanntlich salzt man auch Butter, um sie haltbarer zu machen. Immerhin darf man höchstens 2,5 bis 3 Prozent Salz hinzufügen, weil sonst bestimmte Milchsäurebakterien, die der Butter ein angenehmes Aroma verleihen, unterdrückt werden, statt ihrer vielleicht sogar schädliche, höheren Konzentrationen angepaßte Formen auftreten könnten.[2])

Haben wir eben Beispiele von konservierender Salzwirkung behandelt, so ist andererseits z. B. die Haltbarkeit des Sirups ein bekanntes Beispiel dafür, daß auch organische Stoffe, sobald sie in hinreichender Konzentration vorhanden sind, den Bakterien nicht verfallen.

Solche hemmende Wirkung gelöster Stoffe, für welche wir einige Beispiele aus der menschlichen Praxis herausgegriffen haben, macht sich nun auch in natura geltend. Wenn die See eine teilweise andere Bakterienflora hat als das süße Wasser, so hat das zum größten Teil darin seinen Grund. Bei dem relativ geringen Salzgehalt des Meeres wird es anderseits nicht wundernehmen zu hören, daß auch viele Bakterien des Festlandes in der See leben können und umgekehrt auch viele Formen, die man aus der See isoliert hat, in Süßwasser. Die genauere Diskussion dieser Fragen versparen wir auf später, wenn wir die Bedeutung der Spaltpilze für den Stoffwechsel im Meere eingehender behandeln werden.

1) Lehmann und Neumann, Atlas, Text S. 449.
2) Fettick, O., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 32.

Wir erwähnen hier nur, daß es auch echte Meeresbakterien gibt, d. h. solche, die ohne einen beträchtlichen Salzgehalt ihres Mediums nicht leben können; unter diesen sind am bekanntesten die Leuchtbakterien; bei diesen ist also ein Minimum des osmotischen Druckes leicht nachweisbar. Doch gilt das nicht nur für Meeresbakterien, sondern auch Leuchtbakterien, die vom Festland stammen, z. B. vom Schlachtfleisch isoliert wurden, sind derartige Salzbakterien. Man hat daraus geschlossen, daß diese vielleicht vor verhältnismäßig kurzer Zeit aus dem Meer aufs Land gewandert sind, vielleicht auch täglich mit Seetieren dahin verschleppt werden. Bei Besprechung der Leuchtbakterienphysiologie müssen wir noch darauf zu sprechen kommen.

Solche Bakterien nennt man „halophil" und hat für sie auch den Gattungsnamen *Halibacterium* geschaffen. Bekanntlich gibt es auch Blütenpflanzen, die an salzigen Standorten wachsen, die Halophyten, die fleischigen Pflanzen des Meeresstrandes; diese gedeihen aber im Laboratoriumsexperiment auch ohne Salzzusätze und unterscheiden sich von andern Pflanzen nur dadurch, daß sie mehr Salz als jene ertragen können und aus dem Boden auch mehr Salz aufnehmen als jene; „halophile", salzliebende Bakterien hat man aber ohne Salz bis jetzt auch in Reinkultur nicht züchten können.

Auf die eben genannten Beispiele zurückblickend, können wir folgendes sagen: Wollten wir vollständig sein, so müßten wir ähnlich wie bei der Besprechung der Temperatur und des Luftzutritts die Abhängigkeit jeder Art und zwar jeder Lebensfunktion von dem durch den Salzgehalt bedingten osmotischen Druck des Mediums in Gestalt einer Kurve mit Minimum, Maximum und Optium darzustellen versuchen, eine Aufgabe, die in praxi wohl niemals vollkommen lösbar sein wird. Wir würden dabei nicht nur die mannigfachsten spezifischen Unterschiede nachweisen können, sondern auch Akkommodationsfähigkeit an höhere und niedrigere Konzentrationen.

Ein Maximum würde jede dieser Kurven aufweisen, ein Minimum würde in vielen Fällen fehlen, d. h. es gibt Funktionen im Bakterienleben, die in einem Medium von osmotischem Druck $= 0$, d. h. in reinem Wasser vor sich gehen; ob ein Optimum vorhanden ist, müßte auch in jedem einzelnen Fall untersucht werden. Eine gewisse Schwierigkeit erwächst der exakten Festlegung der Kurven daraus, daß manche Funktionen, vor allem die Vermehrung, nicht ohne Zufuhr von Nährstoffen untersucht werden können. Immerhin genügt es, wie später gezeigt werden soll, in den meisten Fällen, Nährstoffe in so geringer Konzentration zu bieten, daß der osmotische Druck, den sie veranlassen, vernachlässigt werden kann.

Kurz sei noch erwähnt, daß aus gewissen Studien hervorgeht, daß destilliertes Wasser in einigen Fällen, vielleicht auch wenn es ganz rein ist und frei von giftigen Beimengungen, schädlich wirkt und manche Bakterien in demselben absterben; ob Mangel an Nährsalzen oder andere Ursachen dafür verantwortlich zu machen sind, ist zweifelhaft; daß das Fehlen des osmotischen Druckes den Tod verursacht, ist unwahrscheinlich.[1])

Wenn nun die gelösten Stoffe des Außenmediums, seien es anorganische Salze, seien es organische Stoffe, auf die Bakterienzelle lediglich durch den osmotischen Druck wirkten, so müßten sie alle von gleichem Einfluß sein, sobald sie einen gleich hohen osmotischen Druck entwickeln, „isosmotisch“ sind. Dies ist nun nicht der Fall; so kann eine Lösung von Zucker z. B. in vielen Fällen günstiger wirken als eine isosmotische von Kochsalz, wenn wir von der Nährwirkung des Zuckers ganz absehen, und solche Beobachtungen belehren uns, daß jeder Stoff, auch der scheinbar harmloseste, neben seiner osmotischen auch noch eine andere spezifische, durch die ihm eigene chemische Konstitution bedingte Wirkung ausübt, welche wir als Giftwirkung kennzeichnen, falls sie sich schon bei ziemlich niedriger Konzentration geltend macht. Bei Bakterien hat man das besonders klar erkannt, als man[2]) die maximale Konzentration verschiedener Salze ermittelte, welche eben noch die Beweglichkeit bestimmter Bakterien zuließ, oberhalb welcher also Geißelstarre eintrat. Da zeigte es sich, daß dies nicht durch isosmotische Lösungen von Kochsalz, Kalisalpeter, Ammonium-, Magnesium-Calciumchlorid usw. bedingt wird. Vielmehr hemmte beispielsweise eine Kalisalpeterlösung die Bewegung schon in einer Konzentration, die einen weit geringeren osmotischen Druck entwickelt als eine Kochsalzlösung, die diesen Effekt hatte. Das erstgenannte Salz ist also schädlicher als das letztere. So gelangen wir denn zur Kenntnisnahme einer spezifischen Salzwirkung, auf die zunächst kurz eingegangen werden soll. Zunächst ein kleiner Ausblick auf grüne Pflanzen!

Die spezifische Salzwirkung tritt bei diesen, so bei Algen, die vielfach empfindlicher sind als die Bakterien, deutlicher hervor. Bei ihnen hat man auch die bemerkenswerte Entdeckung gemacht, daß die schädigende Wirkung eines Salzes häufig durch die gleichzeitige eines andern mehr oder minder abgeschwächt, auch ganz behoben werden kann: Kalium-, Natrium- und Calciumsalze sind vielfach, falls jedes für sich allein geboten wird, schädlich; sind sie gemeinsam im Außenmedium in geeigneter Konzentration vorhanden, so schwindet die schädliche Wirkung. Die Lösung ist dann, wie man sich ausdrückt, ausgeglichen,

1) Ficker, M, Z. f. Hyg. 1898, Bd. 29.
2) Fischer, Alfred, J. f. w. Bot. 1894, Bd. 27, S. 1.

ausbalanciert. Worauf das beruht, wissen wir nicht. Vielleicht trifft die Erklärung zu, die da behauptet, daß der kolloidale Zustand, der das lebendige Protoplasma auszeichnet, davon abhängig sei, daß eine Salzlösung von geeigneter Zusammensetzung dasselbe umspült. Wenn nun auch, wie gesagt, derartige Beobachtungen leichter an empfindlichen grünen Pflanzen gemacht werden können, so sind doch auch Bakterien geeignete Versuchsobjekte dafür. Ein Beispiel[1]): *Bac. subtilis* zersetzt Eiweißkörper, in deren Lösungen er ausgesät wird, und die Stärke dieser Zersetzung kann man an der aus dem Eiweiß abgespaltenen Ammoniakmenge ersehen, die man auffängt und quantitativ bestimmt. Nun zeigt sich, daß die Ammoniakabspaltung durch Salze, die in bestimmter Menge zugefügt werden, verzögert und geschwächt wird; in geringem Maß durch Kalium- und Natriumchlorid; diese sind also verhältnismäßig unschädlich. Stärker hemmt schon Magnesium- und ganz besonders stark Calciumchlorid, was darum etwas auffallend ist, weil eben Calciumsalze sonst, wie wir noch hören werden, auf andere bakterielle Funktionen wohltätig wirken. Alle Salze werden in solchen Versuchen natürlich in isosmotischen Konzentrationen angewendet.

Wendet man nun Salzgemische an, so ergibt sich, daß die ungünstige Wirkung von Natrium und Kalium, Natrium und Magnesium, Kalium und Calcium sich in diesem Fall mehr oder minder vollkommen aufhebt; Magnesium und Calcium sind nicht stark antagonistisch, was auffällt, weil bei grünen Pflanzen die Gegenwirkung dieser beiden Basen besonders deutlich ausgeprägt ist. In andern Fällen[2]), in denen Entwicklungshemmung von Bakterien durch Salzgaben beobachtet werden konnte, war die Hemmung, welche Lithiumchlorid bewirkte, durch Calcium- und Magnesiumchlorid aufzuheben, die Hemmung, welche von Mangansalzen ausging, durch Kalium- und durch Calciumsalze.

Beachtenswert ist es, daß man bei eingehenden[3]) Untersuchungen über die Frage, welche Salzgemische am wenigsten schädlich auf die Ammoniakabspaltung aus Eiweiß wirkten, fand, daß dies eine Mischung von Kalium-, Natrium-, Calcium- und Magnesiumsalzen ist, die diese Salze im selben Verhältnis wie das Seewasser gelöst enthält. Seewasser ist also eine besonders gut ausgeglichene Lösung. Das ist kein vereinzelter Befund, sondern gleiches gilt auch für die Wirkung von Salzgemischen auf andere Pflanzen und Tiere sowie pflanzliche und tierische Organe. Auf dieser Erkenntnis hat man natürlich naheliegende phylo-

1) Lipman, C. B., Bot. Gaz., 1909, Bd. 48, S. 105.
2) Eisler, M. v., B. C. I, Or., 1909, Bd. 51, S. 546.
3) Lipman, C. B., Bot. Gaz., 1910, Bd. 49, S. 41.

genetische Spekulationen aufgebaut und über die etwaige Abstammung der Bakterien von Meeresmikroben diskutiert. Wir müssen uns mit diesen Hinweisen begnügen, weil alle die angeführten Beobachtungen noch zu jungen Datums sind, als daß man über ihre Tragweite Sicheres aussagen könnte. Doch ist man imstande, mit diesen Erscheinungen einige Tatsachen in Zusammenhang zu bringen, die dem Bakteriologen schon lange bekannt sind, aber bis dato der Erklärung spotteten.

So findet man manchmal, daß Natriumsalze, obwohl sie für die Ernährung unnötig sind, doch, in geringer Menge der Nährlösung zugesetzt, günstig wirken; ähnliches gilt, wie oben schon angedeutet, für Calciumsalze, die ebenfalls nicht zu den unerläßlichen Nährsalzen für Spaltpilze gehören. Vielleicht dienen sie in diesen Fällen dazu, die Wirkung anderer Salze abzuschwächen, die Lösung auszubalancieren. Ein weiteres Beispiel: Man ist häufig in der Lage, Bakterienaufschwemmungen verdünnen zu müssen, z. B. bevor man sie in Platten ausgießt. Da zeigt sich dann nicht selten, daß man besser daran tut, diese Verdünnungen durch Zugabe von Fleischbrühe oder ähnlichen Lösungen, die mehrere Salz enthalten, vorzunehmen, als durch Wasser oder durch Lösung eines Salzes, z. B. Kochsalz. Auch hierbei dürfte es sich häufig um antagonistische Salzwirkung handeln.

Mit der Tatsache, daß wir Kochsalzlösungen eine mäßige Giftwirkung zuschreiben, ist natürlich noch nicht gesagt, daß die Lösungen dieses Salzes stets schädlicher wirken müßten als reines Wasser. Es kommt u. a. auch ganz wesentlich auf die Konzentration an, wie weiter unten noch gezeigt werden soll. Eine Beobachtung der Neuzeit besagt, daß bestimmte Leuchtbakterien (Vibrionen) in reinem Wasser früher geschädigt werden als in 0,7prozentigen Kochsalzlösungen.[1]) Zu untersuchen bleibt hier, ob Salzgemische noch günstiger wirken würden, wie denn überhaupt das ganze Gebiet, das wir eben durcheilt haben, noch experimentell gründlich durchgearbeitet werden muß.[2]) Es sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß auch organischen Stoffen gelegentlich eine Gegenwirkung gegen schädliche Salze zugeschrieben worden ist.

Diese Betrachtungen leiten uns schon hinüber zur Besprechung der Wirkung von Giften im engeren Sinn, d. h. von Stoffen, welche schon in verhältnismäßig geringer Konzentration schädlich wirken, übrigens natürlich von den weniger schädlichen Stoffen, wie etwa jenen eben behandelten Salzen, nicht ganz scharf zu trennen sind. Wir wollen nun im

1) Ballner, B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 572.

2) Vgl. noch Lipman, C. B., B. C. II, 1911, Bd. 32, S. 58. Lemmermann, O., ebenda, 1912, Bd. 32, S. 265 u. Krzemieniewska, H., ac. sc. Cracovie, 1910, S. 376 (*Azotobacter*).

folgenden zweierlei Gifte nacheinander besprechen: Zuerst sei die Rede von solchen Giften, welche der Physiologe auf die Bakterien einwirken läßt. Sodann von solchen, welche die Bakterien selbst produzieren und auf sich selbst oder auf Mit- bezw. Nachbewohner ihrer Standorte einwirken lassen. — Die Sterilisation und Desinfektion, d. h. die praktische Seite dieser Frage lassen wir im folgenden unberücksichtigt.

Wir dürfen zunächst als festgestellt erachten, daß wir für alle Gifte, seien es organische Stoffe, seien es Mineralgifte, sei es daß sie in gelöster Form, sei es daß sie als Dämpfe einwirken, eine untere Grenze der Konzentration nachweisen können, unterhalb deren sie wegen allzu großer Verdünnung überhaupt nicht zur Geltung kommen. Steigern wir nun allmählich die Menge wirksamen Giftes, so werden wir, und das ist beachtenswert, weil dem Laien überraschend, zunächst eine Konzentration erhalten, in welche diese Stoffe nicht schädlich, sondern im Gegenteil anregend wirken. Sie beschleunigen die Lebenstätigkeit, Zellteilung usw., wirken also als Reizstoffe, als Stimulantien. Wenn man nun die Konzentration noch weiter steigert, so setzt endlich die allbekannte Giftwirkung ein: Hemmung der Lebenstätigkeit, oder bei noch weiter gesteigerter Konzentration oder länger fortgesetzter Einwirkungsdauer der Tod. Die betreffenden Konzentrationen kann man somit als Reizwert, Hemmungswert und Tötungswert der Giftlösungen unterscheiden, Werte, die für jedes Gift und jeden Organismus wechseln. Die beiden letztgenannten Werte sind nur mit Berücksichtigung der Einwirkungszeit festlegbar. Für den Tötungswert ist das von vorneherein klar, für den Hemmungswert gilt das insofern, als er bei längerer Einwirkung in den Tötungswert übergeht, es sei denn daß im Lauf der Zeit, ehe der Tod eintritt, eine Akkommodation an das Gift erfolgt; darüber später noch ein Wort.

Als Beispiel für die stimulierende Wirkung, welche Giftspuren ausüben, haben wir oben schon die Wirkung geringer Sauerstoffspuren auf Anaerobe mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hinstellen können. Ein anderes sehr bekanntes Beispiel bieten Milchsäurebakterien; solche werden durch geringe Mengen der verschiedensten Gifte in ihrer Tätigkeit gefördert. Die Bewegung von Typhusbazillen und Choleravibrionen soll durch gewisse Spuren von Quecksilberchlorid beschleunigt werden.[1]) Ein weiteres Beispiel aus der neueren Literatur wollen wir mit Zahlen belegen.[2]) Hier wurde das *Bact. coli* mit und ohne Zusatz von Kupfersulfat zum Nährboden gezüchtet. Wurde auf 10000 Gewichtsteile des

1) Liachowetzki, M., B. C. I, Or., 1909, Bd. 50, S. 473.
2) Hüne, B. C. I, Or., 1908, Bd. 48, S. 135

Nährbodens ein Teil Kupfersulfalt geboten, so erfolgte kein Wachstum. Bei einer dreimal so geringen Menge (1 : 30000) erwuchsen reichlich 2000 Kolonien. Bei einer Verdünnung von 1 : 100000 aber 7550, bei einer Verdünnung von 1 : 10000000 fast 4000, bei einer zehnmal so starken Verdünnung nur noch gegen 3000, und endlich ebensoviel, wenn überhaupt kein Kupfersulfat gegeben wurde. Bei längerer Versuchsdauer verwischten sich die Unterschiede.

Diese Zahlen sind folgendermaßen auszulegen: Die einzelnen ausgesäten Zellen des *Bact. coli* verhalten sich auf ungekupferten Böden verschieden (vgl. S. 256); ein Teil wächst sofort an, ein anderer aber mit beträchtlicher Verzögerung, ein Teil wohl auch überhaupt nicht. Setzt man aber Kupfersulfat in passender Konzentration zu, so werden am deutlichsten eben diese Nachzügler, bezw. auch solche, die auf kupferfreien Böden nicht auswachsen würden, zu alsbaldigem Wachstum stimuliert; bei denjenigen, welche ohnehin schnell auswachsen, tritt die Reizwirkung nicht so deutlich hervor. Der Reizwert des Kupfersulfats liegt in diesem Fall etwa zwischen 1 : 60000 und 1 : 50000000, das Optimum desselben bei 1 : 100000.

Beispiele für derartige Reizwirkung geringer Mengen von Giften finden sich noch reichlich in der Bakterienliteratur.[1]) In jedem einzelnen Fall ist zu untersuchen, ob die gesamte Lebenstätigkeit oder nur einzelne Funktionen, und welche, am stärksten gefördert werden. Auch steht zur Frage, ob Zusatz solcher Giftspuren den Ablauf der Entwicklung lediglich beschleunigt, oder ob er eine bessere Ausnutzung der Nahrung und sonstigen Lebensbedingungen, also erhöhte Produktion lebendiger Substanz zur Folge hat.

Nachdem wir gesehen haben, wie außerordentlich stark die Art der Giftwirkung von der Konzentration abhängt, müssen wir nochmals auf jene spezifischen Salzwirkungen zurückgreifen, von denen oben die Rede war, um darauf hinzuweisen, daß auch bei diesen die Konzentration eine ausschlaggebende Rolle spielt. Man wird nämlich erwarten dürfen, daß jene schädigende Wirkung der Salze bei hinreichender Verdünnung in ihr Gegenteil umschlägt, und das ist für gewisse Fälle auch nachgewiesen. Die hemmende Wirkung, welche Kalium- oder Natriumchlorid auf die Eiweißzersetzung ausüben, wird bei hinreichender Verdünnung dieser Salze zu einer fördernden. Eingehende Untersuchungen über diesen Punkt wären erwünscht.

Lassen wir nun diese Reizwirkung von Giften und gehen wir auf

1) Fred, E. B., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 185 findet u. a., daß bestimmte Bakterien durch geringe Gaben von Schwefelkohlenstoff, Salvarsan, Kupfersalzen, doppelchromsaurem Kalium gefördert werden in ihrer Stoffwechseltätigkeit.

die schädigenden Wirkungen, die Giftwirkungen im engeren Sinn, ein. — Als Gift, das schicken wir voraus, wirken die allerverschiedensten Stoffe, Mineralsäuren, Laugen, Metallsalze, wie die des Quecksilbers, Silbers, Kupfers usw., organische Stoffe wie Karbolsäure und andere organische Säuren, Alkohole und ein ganzes Heer anderer Körper. Wodurch sie wirken und endlich töten, ist sehr verschieden, auch noch nicht in allen Fällen klargestellt. Viele bedingen, ebenso wie starke Erwärmung, eine „Denaturierung" der Eiweißkörper des lebenden Protoplasmas, d. h. diese verlieren ihre kolloidalen Eigenschaften, und so wird das Leben vernichtet. Andere wirken durch starke Oxydation usw.

Besonders beachtenswert sind mit Bezug auf diese Fragen Studien, die untersuchen, ob durch gewisse Gifte ganz bestimmte wichtige Lebensfunktionen vernichtet und so das Leben zerstört wird. Das gilt u. a. für das Zyankalium. Dies sistiert, wie man hat nachweisen können, die Atmung und wirkt darum tödlich. Andere Gifte wirken derart, daß sie zunächst andere Funktionen stören und so den Tod herbeiführen, wobei natürlich auch die Atmung aufhört. Dies trifft z. B. zu für starke Ätherdosen; diese hemmen also die Atmung nicht direkt, sondern indirekt, sekundär, während beim Zyankalium eine primäre Wirkung auf diesen Vorgang vorliegt So ist es auch verständlich, daß dies furchtbare Gift verhältnismäßig harmlos ist, wenn es auf ruhendes Protoplasma statt auf lebenstätiges einwirkt. Die bezüglichen Untersuchungen sind zwar hauptsächlich für andere Wesen als für Spaltpilze durchgeführt worden, doch dürfen ihre Ergebnisse wohl sicher auch auf diese angewendet werden.[1])

Daß Bakterien gegen Gifte sehr ungleich widerstandsfähig sind, haben wir schon betont. Desgleichen daß sich auch gegen Gifte die große Widerstandskraft der Endosporen glänzend bewährt. Während vegetative Zellen des Milzbrandbazillus durch 0,1% Sublimatlösungen bereits innerhalb zehn Minuten abgetötet werden, wie andere vegetative Bakterienzellen auch, wird das Leben der Sporen durch die gleiche Lösung in zwei Stunden noch nicht vernichtet.

Ohne uns auf die ungeheure Literatur über diese Fragen weiter einzulassen, wollen wir im folgenden nur noch einige weitere Ergebnisse von theoretischem Interesse kurz herausheben.

Die Literatur weist eine stattliche Zahl von Arbeiten auf über die Akkommodation der Bakterien an Gifte. Es hat sich nämlich gezeigt, daß durch allmählich gesteigerte Giftgaben der Hemmungswert allmählich in die Höhe geschraubt werden kann. Noch neuerdings wurde für eine große Zahl von Bakterien die Anpassungsfähigkeit an Sublimat

1) Schroeder, H., Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. 44, S. 409.

dargetan. In der betreffenden Studie[1]) zeigte sich, daß die Arten, die von vornherein verhältnismäßig wenig empfindlich gegen Sublimat waren, z. B. noch wuchsen, wenn 1 Teil dieses Salzes auf 5000 Teile Peptonbouillon kamen, im allgemeinen auch am besten an höhere Sublimatmengen gewöhnt werden konnten. Diese Angewöhnung ließ sich bei ganz allmählicher Steigerung der Sublimatmengen am weitesten treiben und erhielt sich auch eine Zeitlang bei weiterer Zucht ohne Giftzusatz, um dann allmählich wieder auszuklingen. Sehr häufig ist mit gesteigerter Rezistenz gegen Gifte auch eine eigenartige Wachstumsweise verbunden, z. B. Bildung von Häuten bei solchen Arten, die sonst diese Wuchsform nicht zeigen.

Über die Möglichkeit, durch Giftwirkungen Stämme verschiedener Arten zu züchten, die dauernd geschwächt sind, oder die Befähigung zur Sporenbildung verloren haben, ist früher schon einiges mitgeteilt worden (S. 235). Da diese Frage für die Therapie von großer Bedeutung ist, muß wegen weiterer Einzelheiten auf die medizinische Literatur verwiesen werden.

Will man eine gewisse Menge eines Giftes einwirken lassen, so ist es nicht gleichgültig, in welcher Form das geschieht, vielmehr ist der Einfluß des Lösungsmittels von durchschlagender Bedeutung. Das würde sich leicht zeigen, wenn man versuchen wollte, Sporen eines Bazillus, etwa des Milzbranderregers, oder vegetative Zellen, etwa Staphylokokken, das eine Mal durch eine wässerige, das andere Mal durch eine alkoholische Lösung von Sublimat, Quecksilberchlorid zu töten. Die erstere würde wirksam sein, die letztere nicht. Man erklärt das mit dem verschiedenen Lösungszustand des Sublimates in Wasser und in Alkohol. In jenem ist es z. T. „dissoziiert", in seine Ionen zerfallen, in Chlorionen einerseits, Quecksilberionen andererseits, und nur diese letzteren, nicht aber das undissoziierte Sublimat wirken giftig. In alkoholischer Lösung findet solche Dissoziation nicht statt. Man kann die Richtigkeit dieser Anschauung auch dadurch erhärten, daß man durch solche Zusätze, welche die Dissoziation verringern, z. B. durch Natriumchlorid, die Giftigkeit von wässerigen Sublimatlösungen vermindern kann.

Der Einfluß der Dissoziation ist nur für wasserlösliche Mineralgifte zu beachten, für organische Gifte, welche in Lösung nicht dissoziieren, gelten diese Ausführungen nicht.

Nun kommt aber noch ein zweiter Einfluß des Lösungsmittels hinzu, der sowohl für anorganische Gifte wie für organische in Betracht zu ziehen ist. Bringen wir Zellen in eine Giftlösung, so hat das Gift sozusagen die Wahl, im Lösungsmittel zu bleiben oder aber sich in die

1) Butjagin, P. W., B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 217.

Zellen hineinzubewegen und sie zu töten. Das letztere wird es nun um so schneller und vollständiger tun, je leichter es in der Zelle bzw. deren Bestandteilen, Wand, Protoplasma usw. löslich ist und je weniger es löslich ist in dem Lösungsmittel, in dem wir es bieten. Sublimat ist nun z. B. in Alkohol weit löslicher als in Wasser und wird aus diesem Grund aus der alkoholischen Lösung in geringerer Menge in die Zelle übertreten als aus der wässerigen Lösung. Dieser Umstand wirkt, wie ersichtlich, gleichsinnig mit der Dissoziation. Ein anderes Beispiel: Die Wirkung wässeriger Karbolsäure wird durch Salzzusatz zum Wasser erhöht, weil ein solcher die Löslichkeit der Karbolsäure in Wasser herabsetzt, in der zu vergiftenden Zelle somit vergleichsweise erhöht.

Somit spielt das sog. „Prinzip der auswählenden Löslichkeit" eine entscheidende Rolle. Doch noch ein Drittes ist zu berücksichtigen: die Diffusionsgeschwindigkeit der Giftlösung, welche die Schnelligkeit der Wirkung erhöht. Alkoholische Lösungen diffundieren schneller als wässerige; wenden wir diese Erkenntnis auf die Sublimatlösungen an, so sehen wir, daß dieses Moment im entgegengesetzten Sinne wirkt als die Dissoziation und auswählende Löslichkeit, und somit die Frage nach dem Einfluß der Lösungsmittel in etwas kompliziert. Tatsächlich hat sich auch gezeigt, daß ein gewisser Alkoholzusatz zur wässerigen Sublimatlösung die an sich kräftiger wirkt als die alkoholische, in gewissen Fällen zu empfehlen ist, um die Diffusionsfähigkeit zu vermehren.

Daß die Giftwirkung sich fast immer mit der Temperatur und mit der Konzentration der Giftlösung erhöht, erklärt sich natürlich einfach aus den chemischen Erfahrungen über die Reaktionsfähigkeit der Stoffe im allgemeinen.

Gehen wir nun über zur Besprechung solcher Gifte, welche von den Bakterien selbst gebildet und in ihre Umgebung ausgeschieden werden![1]) Da müssen wir uns vor allem daran erinnern, daß die gesamte medizinische Bakteriologie zum großen Teil besteht aus der Lehre von giftigen Stoffwechselprodukten; daß die pathogenen Bakterien durch solche wirken, daß der Arzt durch geeignete Maßnahmen, Zucht bei hoher Temperatur, bei Zusatz von Giften, z. B. Karbolsäure oder doppelchromsaurem Kalium, zu Kulturen des *Bac. anthracis*, gefährliche Formen abschwächen, d. h. ihre Giftigkeit herabsetzen kann und auch durch Einimpfen solcher abgeschwächter Kulturen einen Organismus gegen die Infektion durch nicht abgeschwächte widerstandsfähig, „immun" machen kann. Eins der häufigsten Schlagwörter in der medizinischen Literatur ist darum Giftigkeit, „Virulenz" von Bakterien, und es wird von mehr

1) Küster, E., Vortr. üb. Entwicklungsmechanik 1909. Hier Lit.

oder minder virulenten, ev. avirulenten Stämmen eines Krankheitserregers gesprochen. Auf dies große, mit bewundernswertem Fleiß und Erfolg bearbeitete Gebiet, zumal die praktisch-hygienische Seite, gehen wir im folgenden nicht ein, da es eben eine Wissenschaft für sich darstellt. Nur einiges über giftige Stoffwechselprodukte und die Beeinflussung ihrer Erzeuger sowie anderer Bakterien durch dieselben sei mitgeteilt — ziemlich unabhängig von der Frage, wieweit das menschliche Dasein von ihnen betroffen wird. Es liegt eine außerordentlich umfangreiche Literatur vor über gegenseitige, bald günstige, bald ungünstige Beeinflussung verschiedener Bakterienarten. Man hat solche Beeinflussungen durch Mischkulturen zweier Arten ermittelt, wohl auch praktischen Zwecken dienstbar zu machen gesucht, indem man Tiere durch Impfen mit Kulturen bestimmter Arten gegen andere schädliche Arten, die sich in ihrem Körper festgesetzt hatten, widerstandsfähig zu machen trachtete. Betrachten wir nun zuerst etwas genauer ein Beispiel für die hemmende Wirkung eines Spaltpilzes auf andere: Es war aufgefallen,[1]) daß auf Nährgelatineplatten, auf denen *Sarcina tetragena*, eine im gesunden wie im kranken menschlichen Körper vorkommende, auch Eiterungsprozesse erregende Art, gezüchtet wurde, eine runde Stelle von Kolonien dieser Form freiblieb, in deren Mitte sich die Kolonie eines großen Kugelbakteriums als Verunreinigung zeigt, von welcher offensichtlich eine Wachstumshemmung ausging; auch war deulich zu sehen, daß zwischen beiden Arten ein „Kampf" stattfand: jener große Kokkus konnte nämlich bei weiteren Versuchen seine wachstumshemmende Wirkung auf die *tetragena*-Kolonien nur dann geltend machen, wenn diese nicht zu zahlreich waren, und wenn er unmittelbar nach ihnen, etwa in Form einer Stichkultur, auf die Platte gebracht wurde. War die *Sarcina* in großer Menge vorhanden oder schon kräftig angewachsen, wenn ihr Feind eingeimpft wurde, so konnte sie offenbar durch Ausscheidung von Stoffwechselprodukten die hemmende Wirkung mit Erfolg überwinden. Worin besteht nun das Wesen dieser Hemmung?

Man könnte an Nahrungsentzug denken; der war aber in diesem Fall sicher ausgeschlossen; auch war möglich, daß der große Kokkus den Boden sauer oder alkalisch machte; denn daß durch Alkalischmachen des Nährsubstrates (infolge Ausscheidung von kohlensaurem Ammon) bestimmte Bakterienarten andere schädigen können, war schon lange bekannt: daß andererseits auch Säuerung, die z. B. von höheren Pilzen ausgehen kann, auf viele Bakterien bald mehr, bald weniger schädlich wirkt, ist ja eine Erfahrungstatsache, die auch von bakterien-

1) Lode, A., B. C. I, 1901, Bd. 33, S. 196.

geographischer Bedeutung ist, denn saure Böden sind infolge ihres Gehaltes an Humussäuren bakterienarm, und auf ihnen pflegen höhere Pilze zu obsiegen und den Hauptanteil der Mikroflora auszumachen. Aber in unserem Fall konnte eine solche Veränderung des Nährbodens durch den großen Kokkus gleichfalls nicht in Frage kommen, da der Nährboden dauernd ziemlich neutral blieb. So mußte man denn an giftige Stoffwechselprodukte unbekannter Art denken, die der große Kokkus ausschied, und die Richtigkeit dieser Ansicht konnte auch bewiesen werden: Denn züchtete man ihn in Reinkultur in Fleischwasser, das man kräftig lüftete, filtrierte man dann die Flüssigkeit durch ein bakteriendichtes Filter (Berkefeldfilter) und brachte vom zellfreien Filtrat zwei bis drei Tropfen auf eine mit *Sarc. tetragena* beimpfte Platte, so blieb in der Nähe dieser Tropfen das Wachstum aus. Es konnte dann weiter noch ermittelt werden, daß dieser Hemmungsstoff nur bei reichlichem Sauerstoffzutritt gebildet wird, daß er durch Erhitzen zerstört wird, „thermolabil" ist; endlich, daß er die *Sarcina* nicht nur zu hemmen, sondern sogar zu töten vermochte.

Auch wurde die Frage, ob jener Hemmungsstoff nur die *Sarcina* oder auch andere Arten zu töten vermag, dahin beantwortet, daß er sich auch gegenüber zahlreichen anderen Spaltpilzen, dem Milzbranderreger, dem *Vibrio cholerae*, dem *Bact. typhi, coli* u. a. als giftig erwies. Hier ist also ein interessanter Fall von schädlicher Beeinflussung von Arten durch den Stoffwechsel einer andern Art gegeben; ein Fall von sog. „Heterantagonismus". Ob dieser Hemmungsstoff des großen Kokkus auch das Wachstum der Art, die ihn produziert, schädlich beeinflußte, ob auch sog. „Isantagonismus" vorlag, findet sich nicht angegeben.

Eine gleiche hemmende und tötende Wirkung wurde auch an Filtraten der Bouillonkulturen zahlreicher anderer Arten nachgewiesen; so des *Bact. fluorescens, prodigiosum, vulgare* u. a. m. Durch sie wurden z. B. Typhus- und Milzbranderreger geschädigt. Bald waren die betreffenden Gifte schon nach wenigen Tagen, bald erst nach längerer Kulturdauer nachweisbar; schließlich pflegen sie aus den Kulturen wieder zu verschwinden. Auch sie werden durch Erhitzen zum Verschwinden gebracht, sie sind also „thermolabil"; wieweit das auf etwaiger Flüchtigkeit der betreffenden Stoffe oder auf Zerstörung durch die hohe Temperatur beruht, muß allerdings wohl noch untersucht werden. Sonst sind die Stoffe gänzlich unbekannter Natur.

Viel zitiert wird sodann auch die schon ältere Angabe, daß rohes Themsewasser auf *Bact. typhi* und *coli* eine schädliche Wirkung ausübe, die durch Erhitzen, in anderen Fällen schon durch Filtrieren des Wassers entfernt werden konnte. Auch hier ist es möglich, daß es sich um die Wirkung thermolabiler Stoffwechselprodukte anderer Bakterien handelt.

Sehr viel ist in solchem Zusammenhang auch die Rede von der „Pyozyanase“[1]), d. h. unbekannten Stoffwechselprodukten des *Bact. pyocyaneum*. Diese wirkt auf andere Bakterien, z. B. Diphtherie- und Milzbrandbazillen, sehr schädlich; sie verquellen unter ihrer Einwirkung und werden aufgelöst; weniger schädlich wirkt sie z. B. auf den Choleraerreger und den Erreger der epidemischen Genickstarre, gar nicht auf den Tetanusbazillus, den Heubazillus, das *Bact. vulgare*, Streptokokken und Staphylokokken. Beachtenswert ist es, daß die Pyozyanase auch gegenüber dem *Bact. pyocyaneum* selbst sich als schädlich erweist. Hier liegt also ein Fall von Heterantagonismus und gleichzeitigem Isantagonismus vor.

Wir kommen hiermit zur Besprechung weiterer Beispiele für isantagonistische Wirkung!

Wir haben früher schon manchmal betont, daß in den Reinkulturen auf Agar oder Gelatine häfig die Mehrzahl der Zellen bald abstirbt, und da hier von Nahrungsmangel nicht die Rede sein kann, liegt es nahe, an die schädliche Wirkung selbst erzeugter Stoffwechselprodukte zu denken, soweit nicht Veränderung der chemischen Reaktion des Nährbodens dafür verantwortlich zu machen ist. Dasselbe ergibt sich bei Betrachtung der Tatsache, daß in flüssigen Reinkulturen von *Bact. coli*, *Bac. anthracis*, *Vibrio cholerae*, die beim Optimum der Temperatur, 37°, erwachsen sind, schon nach zwölf Stunden ein großes Sterben einsetzt, bei Zimmertemperatur erst nach späterer Zeit.

Auch hat man mit Recht darauf hingewiesen, daß der Anblick von Kulturen auf gallertigen Nährböden zum selben Schluß führt: In Strichkulturen pflegen die Bakterien oben am Strich, wo nur eine dünne Gallertschicht unter ihnen lagert, also giftige Stoffwechselprodukte nicht so leicht durch Diffusion sich verteilen können, kümmerlicher zu wachsen als unten am Strich, und in einigen solcher Fälle hat man tatsächlich das Vorhandensein isantagonistisch wirksamer Stoffe nachweisen können. Impft man z. B. Nährgelatine oder Agar mit *Bact. coli*, läßt dieses einige Zeit wachsen, verteilt sodann nach Verflüssigung der Gallerte durch vorsichtiges Erwärmen die Bakterien gleichmäßig und beimpft nach dem Erstarren mit demselben „Stamm“ dieses Spaltpilzes in Form eines Striches auf die schräge Oberfläche, so unterbleibt jegliches Wachstum. Kümmerlich wachsen andere „Stämme“ des *Bact. coli*, was offenbar sehr deutlich auf eine isantagonistische Wirksamkeit der in der Gallerte angesammelten Produkte hinweist. Erwärmt man vor dem

1) Rettger, B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 244. Bocchia, B. C. I. Or. 1909, Bd. 50, S. 220.

Widerimpfen den Nährboden auf reichlich 50° oder mehr, so verschwindet dadurch die hemmende Wirkung, was auf Thermolabilität der Hemmungsstoffe hinweist.

Ganz gleiche Ergebnisse, somit weitere Beispiele für Isantagonismus konnten auch noch an den Kulturen vieler anderer Bakterien erhalten werden. Übrigens war nach derselben Methode auch Heterantagonismus häufig nachweisbar; *Bact. coli* schädigte durch seine Stoffwechselprodukte auch das *Bact. typhi*. Ferner werden Colibakterien durch die Produkte des Choleravibrio gehemmt, aber nicht umgekehrt dieser durch Stoffwechselprodukte des *Bact. coli*. Choleravibrionen und diesem ähnliche Vibrionen andererseits beeinflussen sich gegenseitig schädlich durch die Erzeugnisse ihres Stoffwechsels.

Um im Anschluß an das Gesagte noch einen mehr natürlichen Bakterienstandort zu erwähnen, an welchem solche Antagonismen sich geltend machen, sei darauf hingewiesen, daß menschliche Fäces ungeheure Mengen von Bakterien, die freilich zum größten Teil tot sind, beherbergen, ja sie bestehen geradezu hauptsächlich aus Bakterienleibern. Hier hat man nun das Vorkommen von antagonistisch wirkenden, thermolabilen Stoffwechselprodukten auf folgende Weise nachgewiesen: Läßt man frische Fäces bei 37° stehen, so vermehren sich die in ihnen vorhandenen noch lebenden Bakterien um etwa das Dreifache. Erhitzt man aber die Fäces auf etwa 80° und impft sie hierauf mit einer kleinen Menge nicht erhitzter Fäces, so steigt nach derselben Zeit die Zahl der Keime um das 26fache der Anfangszahl.

Auch wachsen auf frischen Fäces *Bact. pyocyaneum*, *Vibrio cholerae* u. a. nicht an, wohl aber auf Fäces, die man auf 80° erhitzt hat. Man könnte alle diese Erfahrungen auch so auslegen, daß durch die Erwärmung die lebenden Bakterien der Fäces abgetötet, die toten Leiber aufgeschlossen werden und so günstigere Ernährungsbedingungen geschaffen werden. Dieser Umstand spielt sicher mit; da aber auch in nicht erwärmten Fäces mehr als genug Nährstoffe vorhanden sind, dürfte doch wohl die Annahme thermolabiler Stoffwechselprodukte, die ihre Wirkung äußern, ernster Beachtung wert sein; weitere Untersuchungen hierüber sind aber begreiflicherweise überaus notwendig.

Man hat derartige thermolabile Stoffe unbekannter Natur als enzymähnliche Stoffe aufgefaßt, da auch Enzyme durch Erhitzung zerstört werden. Doch darf uns diese Analogie nicht über die gänzliche Unbekanntschaft mit der Natur der fraglichen Stoffwechselprodukte hinwegtäuschen.

Soviel über antagonistische Stoffe. Neben diesen hat man auch Stoffwechselprodukte nachgewiesen, die im Gegenteil förderlich wirken,

sowohl auf die Art, die sie produziert, als auch auf andere. Schon längere Zeit ist bekannt, daß eine Lösung, in der Choleravibrionen wuchsen, nach Sterilisierung durch Kochen und abermalige Beimpfung mit derselben Spaltpilzart dieser besonders günstige Ernährungsbedingungen liefern. Hier müßte es sich also um die Wirkung thermostabiler, begünstigender Stoffe handeln. Ferner liegen derartige Untersuchungen vor für *Bact. fluorescens*: Beim Übertragen in neue Nährlösungen findet zunächst ein gehemmtes Wachstum, langsame Zellvermehrung statt; erst durch die Wirkung eines von den Bakterien gebildeten, kochfesten, nicht filtrierbaren Stoffwechselproduktes tritt Wachstumsbeschleunigung ein. Die anfängliche Hemmung wird also um so schneller überwunden werden, je größer die Impfmasse ist, und die Erfahrung bestätigt dies Postulat. In alten Kulturen desselben Spaltpilzes konnte dann — in Übereinstimmung mit den früher behandelten Erfahrungen an *Bact. coli* u. a. — wiederum Wachstumshemmung beobachtet werden, und zwar durch einen thermolabilen Stoff, der durch Tonfilter nicht filtrierbar war; diese Tatsache, die übrigens auch für den isantagonistisch wirkenden Stoff des *Bact coli* gilt, erklärt sich ungezwungen mit der Adsorption der betreffenden Stoffe durch die Filtermasse.

Erfahrungen an Mischkulturen sprechen endlich für Abscheidung, von Stoffen, die das Wachstum fördern, und zwar auch das Wachstum anderer Arten. Es wird angegeben, daß die Kolonien des Influenzabazillus in nächster Nähe von Kolonien des *Staphylococcus pyogenes aureus* sich besonders kräftig entwickeln. Ob es sich hier um reichliche Nahrungszufuhr aus abgestorbenen Kokken handelt oder um andere Erscheinungen, müßte allerdings noch untersucht werden.

Blicken wir nochmals zurück auf die Untersuchungen über Abscheidung hemmender und fördernder Stoffwechselprodukte, so sehen wir alsbald, daß die Frage nach zwei Seiten hin weiter ausgebaut werden muß. Zunächst ist dringend erforderlich, die gänzlich hypothetischen Stoffe rein oder doch einigermaßen rein darzustellen und in chemischer Beziehung zu charakterisieren. Wenn das gelungen ist, wird die Untersuchung aus dem rein qualitativen in das quantitative Stadium übertreten und die Wirkung der fraglichen Stoffe als eine Funktion ihrer Konzentration dargestellt werden müssen. Bei Besprechung der Gifte haben wir ja gehört, daß die Wirkung ein und desselben Giftstoffes je nach der Konzentration eine hemmende oder eine fördernde ist, und wir haben keinen Grund, daran zu zweifeln, daß gleiches auch für die eben besprochenen Stoffwechselprodukte gilt. Solche, die in geringer Konzentration das Wachstum fördern, können, wenn reichlich ausgeschieden, die gegenteilige Wirkung haben. So bezweifeln wir, daß die

Einteilung in hemmende und fördernde Stoffwechselprodukte, die wir, der Literatur folgend, übernommen haben, sich bei fortschreitender Kenntnis wird aufrechterhalten lassen, da derselbe Stoff je nach der Konzentration eine ganz verschiedene Wirkung ausüben und folglich derselbe Stoff je nach Konzentration und andern Umständen sowohl isantagonistisch, aber auch heterantagonistisch wirksam sein kann. Ein Spezialpunkt, der noch Beachtung verdient, ist der, ob der Ausdruck „thermolabil" immer zutreffend ist, ob sich nicht unter diesen Stoffen auch solche verbergen, die nicht durch Hitze zerstört werden, sondern nur beim Erwärmen sich verflüchtigen.

Die genauere Untersuchung dieser Dinge wird nicht nur für den Physiologen großes Interesse haben, sondern ganz besonders auch für die ökologische Betrachtung des Bakterienlebens. Man wird mehr, als das bisher geschehen konnte, die Wirkung der Stoffwechselprodukte auf solche Organismen studieren müssen, die als Bakterienfeinde bekannt sind, z. B. bakterienfressende Infusorien und Amöben. Auch wird man statt wie bisher je nach dem gerade im Laboratorium vorhandenen Bestand von Reinkulturen beliebige Bakterien in Mischkultur aufeinander zu hetzen oder nacheinander in derselben Lösung wachsen zu lassen, solche auswählen, von denen bekannt oder doch wahrscheinlich ist, daß sie auch draußen in freier Natur um die Nahrung konkurrieren müssen. So wird man allmählich dazu kommen, sich Rechenschaft darüber abzulegen, wieweit in natura heterantagonistisch wirkende Stoffe ein Mittel im Kampf ums Dasein sind. Und andererseits wäre zu untersuchen, ob günstige Wirkung von Stoffwechselprodukten einer Art auf andere Arten besonders dann zu beobachten sind, wennbeide sehr verschiedene Lebensansprüche haben, somit als Feinde nicht in Betracht kommen.

Wir haben ja oben, als wir in Gedanken unsern Heuinfus betrachteten, schon darauf hingewiesen, daß es keine Art fertig bringt, andere dauernd von ihren Standorten zu verdrängen; daß aber sehr häufig ein plötzliches, explosionsartiges Auftreten einer Form zu beobachten ist, die dadurch andere verdrängt, um über kurz oder lang selbst wieder weichen zu müssen. In dieser Weise spielt sich auch an natürlichen Standorten sehr häufig die Metabiose ab, und da liegt es nicht fern, anzunehmen, daß dies plötzliche, überwiegende Auftreten einer Art nicht nur darauf beruht, daß sie die Bedingungen des Standorts kräftiger ausnutzt, sobald ihr diese günstig werden, sondern auch darauf, daß sie mit heterantagonistisch wirkenden Stoffwechselprodukten arbeitet. Besonders in den allerersten Anfängen einer Wucherungsperiode wird das von Bedeutung sein, ebenso wie bei dem Kampf zwischen *Sarcina tetragena* und ihrem Feind, den wir oben schilderten.

Biologen, die solchen Gedankengängen nachgehen, werden die isantagonistischen Wirkungen, die wir ja gleichfalls zur Genüge beobachtet haben, mehr ins Laboratorium verlegen und auf unnatürliche Verhältnisse der Nährlösungen zurückzuführen suchen, sie höchstens z. T. für das plötzliche Ende einer Wucherungsperiode in natura verantwortlich machen.

Andere Forscher, die ihren Blick weniger ins Freie richten, sind heutigen Tages allerdings mehr geneigt, allen diesen Stoffwechselprodukten die „Kampfnatur" abzusprechen, sie schieben isantagonistische Wirkungen in den Vordergrund ihrer Betrachtungen als interessanten physiologischen Beleg dafür, daß nicht nur das menschliche Leben an Unvollkommenheiten krankt.

Wir kommen auf diese Fragen zurück, wenn wir von der Bedeutung der Gärprodukte der Bakterien zu handeln haben werden, und dann nochmals bei der Besprechung des Bakterienlebens im Boden, wollen aber diese Ausführungen über ökologisch bedeutsame Wirkung von Stoffwechselprodukten nicht schließen, ohne nochmals auf die dringende Notwendigkeit hingewiesen zu haben, sie darzustellen und besser kennen zu lernen. Sonst würde man mit Betrachtungen über ihre Bedeutung Gefahr laufen, des Bären Haut zu verhandeln, ehe man ihn selbst gefangen hat.

Sind wir somit zu dem Schluß gelangt, daß man die giftigen Stoffwechselprodukte ihrer chemischen Natur nach nicht kennt, so dürfen wir uns hier daran erinnern, daß man andere Stoffwechselprodukte zwar z. T. auch nicht besser kennt, aber doch wenigstens sehen kann, nämlich Farbstoffe. Manche Bakterien, davon war im Kap. VI die Rede, scheiden fluoreszierende Farbstoffe aus, und man[1]) hat die Meinung ausgesprochen, daß vielleicht solche, von deren Funktion man sonst kaum etwas weiß, als Kampfstoffe aufzufassen sind.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß fluoreszierende Stoffe Giftwirkungen entfalten können, und diese Giftwirkungen sind im Licht stärker als im Dunkeln. Man hat dann gefunden, daß gleiches auch für die fluoreszierenden Bakterienfarbstoffe gilt, und daß diese sich gegenüber Feinden der Bakterien giftiger erweisen als gegenüber den farbstoffproduzierenden Bakterien selbst. So sind z. B. Wimperinfusorien als Bakterienfresser besonders empfindlich dagegen. Es könnten also fluoreszierende Farbstoffe vielleicht eine Schutzwirkung haben. Wieso es aber von Nutzen sein könnte, daß diese Wirkung sich bei Beleuchtung im erhöhten Maß geltend macht, muß zweifelhaft bleiben. Wie wir gleich hören werden, schadet Beleuchtung, falls sie zu intensiv ist, den

1) Schroeder, H., Bot. Ztg. 1905, Bd. 63, S. 129.

Bakterien, und so könnte man denken, daß sie bei Beleuchtung eines erhöhten Schutzes bedürftig sind. Man wird derartige Betrachtungen als Anregung zu weiterem experimentellen Forschen betrachten und begrüßen.

* * *

Wir wollen nun noch einige Worte über die Abhängigkeit des Bakterienlebens von der Bestrahlung sagen.

Zunächst von den Lichtstrahlen: Hier können wir auf schon Gesagtes verweisen; die meisten Formen sind von Licht mittlerer Intensität ziemlich unabhängig, werden aber durch direktes Sonnenlicht geschädigt, auch wenn man die Wärmestrahlen durch geeignete Kristalle oder Lösungen, z. B. Alaunkristalle, Lösungen von Eisenoxydulsalzen usw., ausmerzt. Über diese Fragen liegt eine sehr große medizinische Literatur vor, und jedermann weiß, daß wegen der bakterienfeindlichen Wirkung des Lichtes dieses eine große hygienische Bedeutung hat. Übrigens machen sich große spezifische Unterschiede in der Beziehung geltend, und sogar Stämme ein und derselben Art, z. B. des *Bac. mycoides*, können sich verschieden verhalten.[1])

Auch die Abhängigkeit der Schädigung durch Licht von der Wellenlänge ist viel studiert worden; wir beschränken uns darauf, zu erwähnen, daß nicht nur sichtbare, sondern auch ultraviolette Strahlen sich als schädlich erwiesen haben.

Daß die Purpurbakterien vom Licht nicht unabhängig sind, haben wir gleichfalls schon gehört; hier sei noch hinzugefügt, daß für diese Spaltpilze die ultraroten Strahlen besonders vorteilhaft sind. Sie können sich also auch im Dunkeln entwickeln, vorausgesetzt, daß ultrarote Strahlen (Wärmestrahlen) sie treffen. (Mehr im Kap. XVI.)

Bei der Besprechung der Farbstoffbildung durch Bakterien haben wir ferner vorhin schon gehört, daß die giftige Wirkung fluoreszierender Farbstoffe durch Belichtung gesteigert wird. Nachdem wir eben gehört haben, daß auch Lichtstrahlen schädlich wirken, können wir diesen Satz auch umkehren und sagen, daß die schädliche Wirkung des Lichtes durch Zusatz einer geringen Menge eines fluoreszierenden Farbstoffes zum Nährboden gesteigert werden wird. Das hat man auch durch Zusatz von Eosin zu den belichteten Bakterienplatten tatsächlich nachweisen können.

Die Frage, worauf die Schädigung der Bakterien durch Lichtstrahlen beruht, kann man mit großer Wahrscheinlichkeit richtig beantworten:

1) Holzmüller, K., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 304.

Es zeigt sich einmal, daß die Schädigung bei Ausschluß des Sauerstoffs ausbleibt, und weiter, daß durch die Belichtung der in den Nährböden absorbierte Sauerstoff in „aktive" Form überführt wird, d. h. in Ozon, Wasserstoffsuperoxyd und ähnliche, kräftig oxydierend wirkende Stoffe. Kombiniert man diese beiden Beobachtungen, so kann man schließen, daß das Licht durch Aktivierung des Sauerstoffes eine Giftwirkung entfaltet. Damit erklärt sich auch die Beobachtung, daß Nährböden, die vor dem Beimpfen besonnt werden, nachher ungünstigere Wachstumsbedingungen darbieten: sie enthalten nunmehr aktivierten, schädlich wirkenden Sauerstoff.

Präzisiert man die schädliche Wirkung der Lichtstrahlen etwas näher, so ist zu sagen, daß bei hinreichend langer und intensiver Besonnung endlich der Tod eintritt, je nach der spezifischen Widerstandskraft der geprüften Arten früher oder später. Führt die Belichtung nicht zum Tod, so macht sich Hemmung des Wachstums oder sonstige „Schwächung" geltend, und es ist auch hier häufig eine schädliche Nachwirkung beobachtet worden. Wir können durch Belichtung Stämme erzeugen, die auch bei nachheriger Zucht im Dunkeln in manchen Befähigungen, z. B. der Verflüssigung von Gelatine (also Enzymbildung) oder Farbstoffproduktion gehemmt sind. Ähnliches haben wir ja auch bei der Einwirkung anderer Schädlichkeiten gehört.[1])

Auch Röntgen- und Radiumstrahlen[2]) hat man auf Bakterienkulturen einwirken lassen. Meistens war der Erfolg der, daß eine Tötung nicht zu beobachten war. Was die an zweiter Stelle genannten Strahlen angeht, so hat man z. B. ein Glasröhrchen, welches 10 Gramm Radiumbromid enthielt, mit Nährgelatine überzogen, die mit *Bact. phosphoreum*, einem Leuchtbakterium, beimpft war. Nach einigen Tagen hörten die Bakterien in der Nähe des Präparates auf zu leuchten, waren aber, wie weitere Überimpfung ergab, nicht abgestorben, sondern noch entwicklungsfähig geblieben. Einige ältere Beobachtungen liegen vor, die auf eine stärker schädigende, auch abtötende Wirkung der Radiumstrahlen hinweisen. Wegen aller weiteren Einzelheiten sei auf die medizinische Literatur verwiesen, auf welche hier einzugehen uns zu weit führen würde.

* * *

Ungemein viele Angaben liegen auch vor über die wechselseitige Beeinflussung von Bakterien und anderen Mikroorganismen; einige Beispiele dafür haben wir oben kurz erwähnt; weisen wir nun mit einigen

1) Nach Lehmann und Neumann, Atlas, Text, S. 36.

2) Körnicke, M., Ber. d. d. bot. G. 1904, Bd. 22, S. 148, dort weitere Literatur.

Worten auf derartige Fälle hin, in welchen beim Aufeinandertreffen die Bakterien den kürzeren ziehen, getötet, gefressen werden durch andere Kleinlebewesen. Daß Infusorien den Bakterien nachstellen und sie verschlingen, wissen wir schon. Ich verweise hier auf eine Angabe,[1]) die besagt, daß Infusorien, wenn man sie züchten will, mit lebenden oder toten Bakterien gefüttert werden müssen; es kommt hier also offenbar ebenso wie in den gleich folgenden Beispielen wesentlich auf die Zufuhr zusagender Eiweißkörper an. Sodann existieren viele Angaben darüber, daß Amöben mit Bakterien sich nähren und ohne solche nicht gezüchtet werden können. Im allgemeinen werden sie aufgenommen und im Innern verdaut, in einigen Fällen soll auch Verdauung durch ausgeschiedene Enzyme stattfinden.[2]) Man kann Amöben, wenn sie sich enzystiert haben, von Bakterien leicht trennen, da die Zysten eine lange Behandlung mit starken Laugen vertragen, welche Bakterien, wenn man dafür Sorge trägt, daß keine Sporen zugegen sind, abtöten; solche Amöbenreinkulturen wachsen nun nur bei Zufuhr lebender Bakterien; viele Bakterien eignen sich für diesen Zweck, z. B. Typhusbakterien, der Choleraerreger, Staphylokokken; andere sind ungeeignet oder sogar schädlich, z. B. „grün fluoreszierende Erdbakterien". Im Menschenkörper vorkommende Amöben sind schwieriger zu züchten. Es empfiehlt sich, in solchen Versuchen die Amöben mit den Bakterien nicht auf Nährböden zu kultivieren, die letzteren allzu günstige Entwicklungsbedingungen bieten, damit die Bakterien nicht überhandnehmen und die Amöben unterdrücken. Mit toten Bakterien gelingen Fütterungsversuche im Gegensatz zu früheren Angaben nicht.[3])

Endlich ein Wort über die Beziehungen der Bakterien zu den Schleimpilzen, jener eigenartigen Pilzklasse, deren Vertreter am faulenden Holz, im Laub des Waldbodens, auf Mist anzutreffen sind. Die Literatur belehrt uns darüber, daß man auch Schleimpilze nicht ohne Bakterien züchten könne. Schon seit längerer Zeit weiß man, daß Schwärmer und Amöben der Schleimpilze Bakterien in ihre Vakuolen aufnehmen, und daß dann in diesen die Bakterien bald schneller, bald langsamer gelöst werden, lebend verschlungene bleiben oft länger sichtbar als solche, die erst nach ihrem Tod aufgenommen wurden. Plasmodien, d. h. die Gebilde, die aus der Verschmelzung von Amöben entstehen, sind vielfach weniger der Aufnahme von Bakterien als von

1) Tsujitami, Ref. im B. C. I. Ref. 1905, Bd. 36, S. 514.

2) Musgrave, W. C., und Clegg, M. T., Ref. B. C. I. Ref. 1906, Bd. 37, S. 417.

3) Frosch, Ref. in B. C. I. Ref. 1910, Bd. 45, S. 347; vgl. auch Gaducheau, A., ebenda, S. 346. Weitere Lit. bei Potts.

größeren Brocken angepaßt; sie stoßen aufgenommene Bakterien gelegentlich wieder aus, auch können Bakterien, die mit Eiweißklümpchen in die Vakuolen von Plasmodien geraten, sich in diesen noch vermehren.[1]) Spätere Studien[2]) zeigten, daß Schleimpilze ohne Bakterien überhaupt nicht leben können; es gelang, sie in Mischkultur mit Reinkulturen eines einzigen Spaltpilzes (*B. luteus*) zu züchten. — Was die Gruppe der Acrasieen, die sich von den echten Schleimpilzen durch Mangel der Plasmodienbildung auszeichen, angeht, so überzeugte man sich zunächst davon, daß die Bakterien, deren Gegenwart unerläßlich waren, nicht gefressen wurden, und dachte an eine „Symbiose"[3]) beider Organismen miteinander, ein „Verhältnis zum beiderseitigen Vorteil". Man nahm auch an, daß die Bakterien für die den Acrasieen zuträgliche chemische Reaktion des Nährbodens sorgten. Nach neueren Studien[4]), deren Objekt die Acrasiee *Dictyostelium mucoroides*, ein z. B. auf Mist häufiger Organismus ist, war, liegt die Sache wesentlich anders: werden die Bakterien auch nicht aufgefressen, so werden sie doch von *Dictyostelium* verdaut, und zwar durch ausgeschiedene Enzyme (Ektoenzyme). Bakterienkolonien, innerhalb deren *Dictyostelium* lebt, werden durchsichtig, nachdem die Zellen vorher eigenartige Involutionsformen als sichtbares Zeichen der schädlichen Beeinflussung angenommen haben. Es gelang *Dictyostelium* durch Reinkulturen der uns schon bekannten *Bac. megaterium, subtilis* und *Bact. fluorescens* zu ernähren, ferner mit solchen des *Bact. fimbriatum*, das zumeist mit *Dictyostelium* auf Pferdemist lebte. Ob und inwieweit die verschiedenen Bakterienarten taugen, hängt großenteils von dem Nährboden ab, auf dem man sie mit den Sporen des *Dictyostelium* aussät. Sehr geeignet war in bestimmten Fällen Maisdekoktagar. Wenn man geeignete Bakterien auf geeignete Weise, z. B. mittels Chloroform tötete, so konnten auch ihre Leichen als Myxomycetenfutter dienen. Doch auch diese Angaben sind geschmolzen im Feuer der Kritik. Nachprüfung hat ergeben[5]), daß auch *Dictyostelium* intrazellulär Bakterien verdauen kann, ob außerdem auch extrazellulär bleibt zweifehaft. Weiter gelang es *Dictyostelium* in Mischkultur mit Reinkulturen verschiedener, beachtenswerter Weise sets gram-negativer Bakterien zu züchten, die, rücksichtlich ihrer Stoffwechseltätigkeit von *Dictyostelium* in mannigfacher Weise beeinflußt, auch ihrerseits spezi-

1) Lister, A., Journ. Linn. soc. 1890, Bd. 25, S. 435; Ann. of botany 1890, Bd. 4, S. 281.
2) Celakovsky, L., Flora 1892, Bd. 7, S. 182.
3) Nadson, G., Scripta Botanica; zit. nach Potts.
4) Potts, G., Flora 1902, Bd. 91, S. 281.
5) Pinoy, E, Thèse, Paris 1907.

fisch verschiedenen Einfluß auf dessen Formgestaltung haben. — *Plasmodiophora Brassicae*, ein die Kohlhernie bewirkender parasitischer Pilz, der früher auch zu den Schleimpilzen gestellt wurde, schleppt mit seinen in die Kohlpflanze eindringenden Schwärmern stets Bakterien mit hinein, verschafft diesen so Wohnstätte und Nahrung, die Bakterien bewirken nachher Fäulnis und Zerfall des Kohls, so daß die *Plasmodiophora*sporen wieder in Freiheit gesetzt werden. Hier liegt also eine Symbiose vor.

Kapitel XI.

Die Reizbewegungen der Bakterien.

Im Anschluß an die in den zwei letzten Abschnitten gebrachte Darstellung der Abhängigkeit des Bakterienlebens von den Faktoren der Außenwelt soll nun im folgenden eine zusammenhängende Behandlung der „Reizbewegungen“ der Spaltpilze gegeben werden.

Alles Leben ist Bewegung, das gilt nicht nur für die schnellen Ortsbewegungen der Organismen, es gilt auch für die langsameren, dem bloßen Auge zumeist unsichtbaren Wachstumsbewegungen und Stoffwanderungen in der Zelle, ja es gilt auch für den Stoffwechsel, denn wir können uns diesen auch nicht anders vorstellen, denn als eine Bewegung, als Umlagerungen der Atome im Molekül und Neubildungen von Molekülen. Und da alle diese Bewegungen in Abhängigkeit von der Außenwelt stehen, da die Faktoren der Außenwelt auf sie alle als Reize wirken, kann man schließlich das ganze Leben als eine Verkettung von Reizbewegungen ansehen. Im folgenden aber soll der Begriff Bewegung nicht so weit gefaßt werden, vielmehr soll nur das mitgeteilt werden, was erarbeitet worden ist über die Abhängigkeit der freien Ortsbewegung der Bakterien vom Wechsel der Außenbedingungen.

Zur Orientierung schicken wir nun folgendes voraus: Der Experimentator kann die Faktoren der Außenwelt in zweierlei verschiedener Weise wirken lassen und ihre Einwirkung untersuchen: entweder nach Qualität und Intensität unverändert, oder aber wechselnd in qualitativer und quantitativer Beziehung. Für beides je ein Beispiel. Wir beobachten die Bewegung eines Spaltpilzes mit Rücksicht auf ihre Art, Schnelligkeit usf., der sich in günstiger Nährlösung, bei günstiger, konstanter Temperatur und ohne daß sonst irgend wesentliche Änderung eintritt, befindet. Die Bewegung verläuft dann als sog. autonome Bewegung. Für diese wie für jede andere autonome Bewegung ist ein richtiges Maß der Außenfaktoren unerläßlich, da diese aber in dem von uns angenommenen Fall nicht variieren, treten sie für den Beobachter zurück hinter der im Organismus selbst liegenden Befähigung zu dieser oder jener Bewegung, daher die Bezeichnung autonom von *αὐτός*, selbst. Oder aber: Es verändert sich während der Beobachtung eines beweglichen Bakteriums diese oder jene Außenbedingung; sinkt oder steigt z. B. die Temperatur, so verlangsamt oder vergrößert sich die Schnellig-

keit der Bewegung; die betr. Veränderung wirkt als Reiz, und die Antwort der Bakterien auf diesen Reiz, ihre sog. Reaktion, hier die veränderte Bewegungsgeschwindigkeit, ist eine Reizbewegung. Da uns hier der variable Faktor der Außenwelt besonders deutlich entgegentritt als Ursache der Veränderung in der Bewegungserscheinung unsers Versuchsobjektes, nennen wir solche Reizerscheinungen wohl auch im Gegensatz zu autonomen ätionome Erscheinungen, Bewegungen usw., von *αἰτία*, die Ursache. Es leuchtet ein, und man kann das in jeder physiologischen Darstellung zur Genüge ausgeführt finden, daß ein Reiz nicht nach Maßgabe seines Energieinhaltes wirkt oder zu wirken braucht: kräftige Reize können unscheinbare Reaktionen, schwache Reize starke Reaktionswirkungen zur Folge haben. Der Reiz wirkt auslösend oder hemmend auf die in der Zelle gespeicherten Kräfte ein. — Im übrigen kann ein Reiz in zweierlei verschiedener Weise ätionome Bewegungen auslösen: entweder derart, daß er allseitig, diffus, wirkt. So würde z. B. eine gleichmäßige Temperaturerhöhung des Außenmediums als diffuser Reiz dann in Betracht kommen, wenn wir dafür sorgen, daß im ganzen Tropfen des Präparates die Temperaturerhöhung gleichmäßig und gleichzeitig stattfindet. Eine „diffuse" Reizwirkung liegt auch vor, wenn, wie das beobachtet worden ist, Zufuhr von schwefelwasserstoffhaltigem Wasser zur Folge hat, daß sich die dichte Lagerung der Zellen einer *Amoebobacter*-Kolonie lockert, daß sauerstoffhaltiges Wasser umgekehrt wirkt.[1]) Oder aber der Reiz wirkt einseitig; daß z. B. dann, wenn im Tropfen, in dem sich Bakterien umhertummeln, plötzlich ein so starkes Temperaturgefälle eintritt, daß die verschieden starke Erwärmung beider Zellenpole zum Reizanlaß wird.

Über autonome Bewegungen ist nun auf den vorhergehenden Blättern schon allerlei mitgeteilt worden (vgl. z. B. die Bewegung der fak. Anaeroben in ihrer Abhängigkeit vom Luftzutritt). Wir wenden uns darum nunmehr sofort zu einer Betrachtung ätionomer Reizbewegungen und beginnen mit solchen, die durch Lichtwechsel hervorgerufen werden.

Daß wir mit gewöhnlichen Fäulnisbakterien bei solchen Untersuchungen nicht viel ausrichten werden, können wir schon aus früheren Angaben schließen, aus denen hervorgeht, daß solche vom Licht, es sei denn, daß sehr starkes Licht auf sie wirkt und ihr Leben beeinträchtigt, ziemlich unabhängig sind. Angaben darüber, daß sie Lichtquellen fliehen oder aufsuchen, liegen somit nicht vor, abgesehen von einer nebenbei mitgeteilten, *Beggiatoa* betreffenden Beobachtung[1]) und von Be-

1) Winogradsky, S., Bot. Ztg. 1887, S. 377.

hauptungen, daß z. B. im Flußwasser Bakterien Tags die obersten Schichten meiden, indem sie vor dem Tageslicht nach tieferen Schichten flüchten. Solche und ähnliche Beobachtungen sind noch nicht so weit durchgearbeitet, daß es sich lohnte, sie hier genauer mitzuteilen. Ganz anders aber die Purpurbakterien.[1]) Diese zeigen sich in ihren Bewegungen vom Licht abhängig, und zwar in einer Art und Weise, die auch für die Beurteilung von Reizbewegungen höherer Wesen von größtem Interesse sind und darum eingehender Behandlung wert. Wir stellen uns in Gedanken ein Präparat her von einem gut beweglichen Purpurbakterium, etwa jenem schon erwähnten *Chromatium*, dessen stäbchenförmige Zellen durch eine endständige Geißel sich bewegen, oder von einem lophotrichen Purpurspirillum. Wir beobachten sie zunächst, wie sie im Präparat unter dem Deckglas bei ziemlich heller Beleuchtung gleichmäßig und flink „autonom" umherschwimmen, und könnten, nebenbei gesagt, möglicherweise beobachten, daß dies um so lebhafter geschieht, je heller innerhalb gewisser Grenzen die Beleuchtung ist, und schieben sodann ein kleines hohles, mit verdünnter Tuscheemulsion gefülltes Glasprisma derart zwischen Lichtquelle und Präparat, daß nunmehr ein steter, nicht zu langsamer Abfall des Lichts von einer nach der andern Seite des Tropfens statthat. Nach kurzer Zeit finden wir, daß unsere Purpurbakterien nach der einen, und zwar der helleren Kante des Präparates hingewandert sind und dort einen Saum bilden, den das bloße Auge schon als feine „portwein- oder ungarweinfarbige" Linie erkennt. Solche durch einseitige Wirkung eines Außenfaktors ausgelöste Bewegungen freibeweglicher Pflanzen nennt man Taxieen, handelt es sich um das Licht, so spricht man von Phototaxis, der man das positive Vorzeichen gibt, wenn die Lichtquelle aufgesucht wird, das negative, wenn sie geflohen wird. Was wir also bisher konstatiert haben, ist „positive Phototaxis" unserer Purpurspaltpilze. Doch es gilt nun, sich bei diesem Wort nicht zu begnügen, sondern tiefer in das Wesen dieser Bewegung einzudringen, um zu ermitteln, wie derartige Ansammlungen erfolgen.

Das könnte man sich auf Grund von Erfahrungen an anderen beweglichen Pflanzenzellen folgendermaßen zurechtlegen: Jede Bakterienzelle befindet sich bei unserer Versuchsanordnung in einem Lichtgefälle; je nach der augenblicklichen Lage ihrer Körperachse zum Prisma ist entweder ein Pol heller beleuchtet als der andere oder eine Kante heller als die andere, oder sie nehmen schräge Zwischenlagen ein. Dieser freilich mi-

1) Winogradsky, S., Beitr., 1888, S. 77. Engelmann, W., Pflüg. Arch. f. Phys. 1882, Bd. 30, S. 21; Bot. Ztg. 1888, Bd. 46, S. 661. Molisch, H., Die Purpurbakterien, Jena 1907, S. 29.

nimale Unterschied in der Beleuchtung der Zelle könnte nun als Reiz wirken und zur Folge haben, daß die Zellen sich sämtlich so stellen, daß die Längsachse parallel zum Lichtgefälle gerichtet wird, der eine Pol nach der helleren Seite hinschaut, zum Vorderpol wird und die vorwärtsschwimmende Zelle auf diese Weise das hellere Licht erreicht. Wir hätten dann eine sog. „strophische Reizbarkeit vor uns, von *στρέφω*, ich richte, bei der also der äußere Reiz zunächst eine richtende Wirkung auf die Zelle ausübt. Auch „topisch" hat man solche Reizbarkeit genannt, weil sie auf die Erreichung eines Ortes, „*τόπος*", direkt abzielt. Weitere Versuche würden uns aber darüber belehren, daß solches bei unsern Purpurbakterien nicht stattfindet. Gehen wir z. B. so vor, daß wir unser ganzes Präparat verdunkeln, mit Ausnahme eines hellen Fleckes in der Mitte, der

Abb. 72.
Deckglaspräparat von *Rhodospirillum photometricum* mit Terpentinlack verschlossen (Photographie).
Der helle Kreis in der Mitte stellt eine Ansammlung von ungeheuer vielen Bakterien vor, die durch intensives Licht in die Lichtfalle gelockt wurden.
Nach Molisch.

Abb. 73.
Schattenfigur eines auf das Deckglas gelegten Stanniolkreuzes, hervorgerufen durch *Rhodospirillum photometricum*.
(Photographie.)
Nach Molisch.

scharf und ohne Übergänge an die dunkleren Stellen des Präparats angrenzt, dadurch etwa, daß wir unter das Präparat ein Stück schwarzes Papier legen, in das wir mit einer feinen Nadel ein Loch gebohrt haben, so würden wir gleichfalls beobachten, wie die Zellen sich in dem hellen Fleck ansammeln, und bei dieser Versuchsanordnung würden wir uns auch über das „Wie" leicht orientieren können: Wir sehen nämlich, daß unsere Bakterien natürlich nicht etwa zielbewußt, „als ob sie Augen hätten", nach dem hellen Fleck einen Zellpol hinrichten und ihn so erreichen, daß sie vielmehr nach wie vor ziellos durcheinander schwimmen und derart, wie an andere Stellen des Präparates, auch zufällig in den hellen Fleck geraten. Ist dies einmal geschehen, so sehen wir, wie die betr. Zelle nunmehr den Wiederübertritt ins Dunkle vermeidet, so daß im Laufe der Zeit alle Zellen in dem hellen Fleck des Präparates gefangen werden wie in einer Falle und sich hier festsetzen; man redet geradezu von einer Lichtfalle. Abb. 72 zeigt ein Deckglaspräparat (nach einer Photographie) der Purpurbakterie *Rhodospirillum photometricum*;

die Zellen haben sich in der hell erleuchteten Mitte angesammelt. Abb. 73 stellt ein Präparat derselben Art dar, bei welchem ein Stanniolkreuz auf das hell erleuchtete Präparat gelegt worden war, unmittelbar nach Abheben des Kreuzes.

Die Ansammlung im Hellen beruht somit nicht auf einer Anlockung durch das Licht, sondern auf einer Repulsionswirkung, die von der Dunkelheit, dem minder hellen Licht, ausgeht. Wir sprechen statt von topischer Reizbarkeit, von „phobischer" Reizbarkeit (von φόβος, Furcht), da unsere Bakterien den Eindruck erwecken, als ob sie die Dunkelheit fürchten. Es liegt also ein Fall von „Phobophototaxis" vor.

Genauere Betrachtung solcher in die Lichtfalle geratenen Zellen zeigt uns sodann, daß sie vor dem Übertritt ins Dunkle förmlich zurückschrecken, eine schleunige Rückzugsbewegung antreten, ohne sich zu wenden, indem einfach das bisherige Vorderende zum Hinterende wird. So können sie um das Mehrfache ihrer Körperlänge zurückprallen, sodann wieder vorwärts schwimmen, um abermals an der Grenze zwischen Hell und Dunkel zurückzuschrecken.

Bis jetzt haben wir somit festgestellt, daß Übergang von Hell nach Dunkel die Bakterien zurückprallen läßt, während der umgekehrte Übergang keine Reizbewegung auslöst.

Gilt das nun aber für alle Lichtintensitäten? Diese Frage darf verneint werden. Gesetzt, wir wenden wieder, wie oben, unser Tuschprisma an, benutzen aber diesmal als Lichtquelle die direkten nötigenfalls konzentrierten Sonnenstrahlen oder äußerst intensive künstliche Beleuchtung, so würden wir finden, daß unsere Bakterien nunmehr nicht die hellsten Stellen des Präparats aufsuchen, da ihnen diese eben zu hell sind, vielmehr sich ansammeln in einem Streifen, der sich an einem Orte zwar recht hoher, aber doch nicht der maximalen Lichtintensität befindet. Wir können also sagen, daß ein Licht von bestimmter Intensität als Optimum gelten darf, Übergang aus solchem ins dunklere sowohl als auch ins hellere Licht wirkt zurückschreckend. Wenn man unter gewöhnlichen Bedingungen die Purpurbakterien sich an den hellsten Stellen des Präparates ansammeln sieht, so liegt dies nur daran, daß das Optimum dieser Formen bei recht hoher Lichtintensität liegt, so daß es unter gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen mikroskopischer Präparate nicht überschritten wird. Summa Summarum: „Die Entfernung der Intensität des Reizmittels vom Optimum wirkt als Reiz auf unsere Organismen und veranlaßt sie, sich zurückzuziehen, nicht aber die Annäherung an das Optimum".[1])

1) Rothert, W., J. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, S. 1.

Ist nun die eben angeführte Deutung richtig, so muß offenbar jene schreckhafte Rückwärtsbewegung auch dann eintreten, wenn wir unsern gleichmäßig mit Licht von mittlerer Intensität durchleuchteten Tropfen plötzlich gleichmäßig verdunkeln oder auch gleichmäßig sehr stark erhellen. Dem ist nun tatsächlich so: Bei plötzlicher allseitiger Verdunkelung des ganzen Präparates schrecken alle Zellen um das Mehrfache ihrer Körperlänge zurück, um dann die alte Bewegungsrichtung wieder aufzunehmen, gleichgiltig, ob die Verdunkelung anhält oder die ursprüngliche Beleuchtung wieder in ihr Recht tritt. Bedingung für Gelingen dieses Versuchs ist plötzliche Abnahme der Helligkeit, starke Abnahme derselben ist weniger nötig. Allmähliche Abnahme löst aber keine Schreckbewegung aus. Derselbe Versuch gelingt auch bei plötzlicher starker Erhellung des ganzen Gesichtsfeldes; wenn hierbei die Schreckbewegung nicht immer so deutlich ist, sondern sich mehr Bewegungen geltend machen, die auf eine „Beunruhigung" der Bakterien hindeuten, so ist das bei dem hochliegenden Optimum der Lichtintensität nur begreiflich. Aus allen diesen Versuchen geht nun also ganz klar hervor, daß nicht das Lichtgefälle, nicht eine Differenz in der Beleuchtungsstärke von Vorder- und Hinterende der Zelle den Reizanlaß abgibt, sondern ein die ganze Zelle gleichmäßig treffender Beleuchtungswechsel. Das schließt natürlich nicht aus, daß große Purpurbakterien schon dann zurückschrecken, wenn beim Übergang vom Hellen ins Dunkle erst ihr vorderer Körperpol im Dunkeln sich befindet, der hintere Pol aber noch keinen Beleuchtungswechsel empfängt oder wenn letzterer allein verdunkelt wird.

Bislang war stets von Lichtintensität die Rede; wie steht es nun mit der Qualität? Da ist zu sagen, daß alle unserm Auge sichtbaren Lichtstrahlen auf Purpurbakterien wirksam sind, ferner aber ganz besonders die Strahlen von der Wellenlänge 0,8—0,9 μ. Entwirft man mittels geeigneter Instrumente ein kleines Spektrum in dem Tropfen, in dem die Purpurbakterien umherschwärmen, so werden sie von dem ultraroten Teil eingefangen. Man darf somit unsern Bakterien eine phobische Reizbarkeit auch durch Wärmestrahlen zuschreiben.

Es ist zur Ergänzung nun noch hinzuzufügen, daß diese phototaktischen Reizbewegungen je nach den sonstigen Lebensbedingungen bald mehr, bald weniger deutlich in die Erscheinung treten. Allgemein wird angegeben, daß sie bei geringer Konzentration des Sauerstoffs oder, was ungefähr dasselbe besagt, Gegenwart von Schwefelwasserstoff deutlicher werden als bei ungehindertem Luftzutritt. Bei totalem Sauer-

stoffentzug werden sie, laut früheren Angaben, starr, nach neueren Befunden sind sie aber ohne Sauerstoff dauernd beweglich, vielleicht spielen spezifische Unterschiede oder sonstige Bedingungen hier mit. Läßt man bei den eben geschilderten Versuchen das Deckglas weg, so reagieren die Purpurbakterien nicht besonders prompt auf Lichtschwankungen. Ja wenn man über einen Tropfen, in dem die Bakterien innerhalb einer Lichtfalle sich gefangen haben, Sauerstoff leitet, so kann es vorkommen, daß die Ansammlung sich wieder zerstreut, der Übergang vom Hellen ins Dunklere nun keine Schreckbewegung mehr auslöst. Ob das in biologischer Hinsicht für die Purpurbakterien von Bedeutung ist, wäre noch zu untersuchen. Sonst zerstreuen sich in einer Lichtfalle gefangene Bakterien erst dann wieder und verteilen sich gleichmäßig in dem ihnen zur Verfügung stehenden Raum, wenn man die Lichtfalle zum Verschwinden bringt, indem man das Präparat gleichmäßig beleuchtet. Das trifft wenigstens dann zu, wenn sie sich noch nicht allzulange bei gleichmäßiger starker Beleuchtung befunden haben. Ist letzteres der Fall, so kann es vorkommen, daß sie auch bei eintretender Veränderung der Beleuchtungsbedingungen keine Tendenz zum Schwärmen mehr zeigen. Überhaupt sollen einmal zur Ruhe gekommene Chromatien oft hartnäckig festsitzen und erst wieder durch geeignete Mittel, Variation der Sauerstoffzufuhr, zum Schwärmen zu bringen sein. Andererseits hat man festgestellt, daß auch allzulange konstante Verdunkelung Dunkelstarre hervorruft, d. h. Unbeweglichkeit und Reaktionsunfähigkeit bei neu einsetzender Beleuchtung. Sogar sekundenlange Verdunkelung soll sie für einige Sekunden unempfindlich für Lichtschwankungen machen.

Schließlich ist darauf hinzuweisen, daß man nicht selten findet, daß Bakterien „ohne Grund“, d. h. ohne bekannten Grund nicht auf Licht reagieren, was offenbar vielfach eine Folge des Vorlebens ist; auch hat man mit der Schwierigkeit der individuellen Differenzen zu kämpfen, der „Launenhaftigkeit“ der einzelnen Zellen. Man hat das auch so formuliert, daß man gesagt hat, es gibt unter den Purpurbakterien, wie auch sonst, apathische und nervöse Individuen, und es ist sicher ein Zeichen ihrer komplizierten Organisation, daß Neurasthenie sich auch bei ihnen schon eingeschlichen hat.

Weitaus wichtiger für das tägliche Leben und tägliche Brot der Bakterien ist ihre Chemotaxis, wie man das Verhalten der Bakterien gegenüber wasserlöslichen chemischen Stoffen bezeichnet, und diesen chemotaktischen Reizbewegungen haben wir uns nun zuzuwenden. Vorausgeschickt sei, daß alle beweglichen Bakterien in dieser oder jener Weise chemotaktisch zu reagieren befähigt sein dürften; nur eine kurze

Notiz, daß das für bestimmte Meeresbakterien nicht zutrifft, habe ich aufgefunden. So sind wir denn für das Studium der Chemotaxis nicht auf eine bestimmte Bakteriengruppe angewiesen, wie das bei dem Studium der Phototaxis zutrifft.

Wirft man in einen Tropfen Wasser, in dem sich Fäulnisbakterien umhertummeln, ein Klümpchen geronnenes Eiweiß, so sieht man alsbald, wie sich die Bakterien um dasselbe ansammeln. Solche Ansammlungen hat schon der erste Entdecker der Bakterien in der Zeit der Morgenröte mikroskopischer Forschung beobachtet.[1]) Später suchte man darin die Äußerung eines Geselligkeitstriebes, den man wissenschaftlich nicht weiter zu analysieren trachtete, und noch später erkannte man, daß es sich um Ansammlung rund um einen Nahrungsbrocken, d. h. um Folgen einer „Witterung" der Bakterien handle. So lag also der Schluß, daß die betr Brocken sich zum Teil im Wasser lösten und so durch ihre chemische Qualität die Bakterien anzögen, nahe genug.

Zwar hat man in vereinzelten Fällen beobachtet, daß auch um unlösliche Körnchen u. ä. sich Bakterien infolge einer sog. Berührungsreizbarkeit ansammeln; stoßen sie zufällig im Präparat an solche Gegenstände, so trennen sie sich für eine kürzere oder längere Zeit nicht wieder von denselben. Diese Berührungs- oder Kontaktreizbarkeit ist z. B. für *Chromatium Weissii* (vgl. unten) sicher gestellt.[2]) Die Zellen von *Spirillum undula* sollen sich infolge gleicher Reizbarkeit am Oberflächenhäutchen des Tröpfchens, in dem sie sich befinden, ansammeln. Daß es sich aber in den oben angezogenen Fällen um die Reizwirkung seitens gelöster Stoffe handelt, hat man durch eingehende Studien ermittelt, die zu den wertvollsten und anregendsten auf dem gesamten Gebiet der Reizphysiologie zu zählen sind.[3]) Man ging so vor, daß man einseitig zugeschmolzene Glaskapillaren von 50 μ Durchmesser mit Lösungen solcher Stoffe anfüllte, die auf ihre Reizwirkung untersucht werden sollten, und sie dann mit dem offenen Ende in einen Tropfen hineinschob, in dem Bakterien gleichmäßig verteilt umherschwammen. Ein Deckglas aufzulegen, empfiehlt sich meistens nicht, da es darauf ankommt, daß die Luftverteilung im Präparat eine recht gleichmäßige sei. Alsbald diffundiert aus der Kapillarmündung die Lösung heraus, es bildet sich um dieselbe eine Diffusionszone, ein sog. Konzentrationsgefälle des gelösten Stoffes aus, und man kann dann, geeignete Bakterien und geeig-

1) A. v. Leeuwenhoek.
2) Miyoshi, M., Journ. coll. of science Tokyo, 1897, Bd. 10, S. 11.
3) Pfeffer, W., Untersuch. a. d. bot. Inst. Tübingen 1888, Bd. 2, S. 582.

nete Lösungen vorausgesetzt, nach kurzer Zeit beobachten, wie sich die Bakterien um die Kapillarmündung ansammeln und endlich wohl auch in die Kapillare hineinschwimmen. Man vgl. Abb. 74a und b, welche das Schwefelbakterium *Chromatium Weissii* darstellt, einmal unmittelbar, nachdem eine mit 0,3% salpetersaurem Ammon gefüllte Kapillarröhre in den von ihm durchschwärmten Tropfen hineingelegt war, zum andernmal drei Stunden später. So hat man denn gefunden, daß ganz außerordentlich viele Stoffe, seien es organische, seien es mineralische, als Lockmittel für Bakterien gelten dürfen. Sie im einzelnen zu nennen, würde uns hier zu weit führen, nur soviel sei gleich gesagt, daß es keineswegs immer Nährstoffe sind, die anlockend wirken. So geht, um nur einen Fall zu nennen, solche Wirkung von den nicht als Nährsalze fungierenden Lithiumsalzen aus, während das als Nährstoff nicht unbrauchbare Glyzerin nicht anlockt. Die Bezeichnung Trophotaxis (von τροφή, Nahrung) ist also nur teilweise zutreffend.

Als klassisches Untersuchungsobjekt für derartige Untersuchungen, auf welches sich auch das eben genannte Beispiel bezieht, darf *Bacterium termo* gelten, ein gemeines Fäulnisbakterium, das heutigen Tages zwar gewöhnlich mit *Bact. vulgare* identifiziert wird, sich aber von diesem, das lateral begeißelt ist, durch einen endständigen Geißelschopf unterscheiden soll (vgl. S. 194). Dieses wird, wie viele andere Spaltpilze, durch Phosphate und durch Eiweißkörper, sowie deren Spaltungsprodukte besonders kräftig angelockt. Im übrigen zeigen sich die mannigfachsten spezifischen Differenzen, die zum großen Teil mit dem Stoffwechsel der betr. Form zusammenhängen. So wird es uns nach dem, was wir später über die Ernährung und Atmung der Schwefelbakterien hören werden, nicht weiter wundern, daß sich Schwefelbakterien vielfach durch Lösungen von Schwefelwasserstoff anlocken und in Kapillaren einfangen lassen, übrigens auch durch phosphorsaure, salpetersaure, weinsaure Salze. Ferner sei darauf hingewiesen, daß Dextrin für *Bact. termo* ein starkes Reizmittel ist, nicht aber für *Spirillum undula*, das mit jenem gemeinsam untersucht wurde. Gleiches gilt für bestimmte Salze: so wirkt Magnesiumchlorid und Calciumchlorid auch nur auf *termo*, nicht auf das genannte *Spirillum* als Reizmittel, Kaliumphosphat lockt im Gegensatz dazu beide Arten an.

Ganz wesentlich für das Verständnis chemotaktischer Erscheinungen ist es aber nun, zu wissen, daß die Konzentration der Stoffe, von der wir bisher noch gar nicht geredet haben, von ausschlaggebender Bedeutung ist, ebenso, wie bei der Phototaxis die Intensität des Lichtes über den Reaktionserfolg entscheidet. Betrachten wir nunmehr die Konzentration: ist der Stoff in der Kapillare äußerst verdünnt und rea-

gieren deshalb die Bakterien nicht darauf, so sagt man, der „Schwellenwert“ des Stoffes sei noch nicht erreicht, die „Reizschwelle“ noch nicht überschritten. Dieser Schwellenwert liegt für jeden Stoff und jede Bakterienart bei verschiedenen Konzentrationen, wechselt auch stark mit äußeren Umständen. Um ein Beispiel einer tief liegenden Reizschwelle zu nennen, sei erwähnt, daß bestimmte Salze, auch Albumosen für empfindliche Bakterien schon in einer Konzentration von 0,001% Reiz-

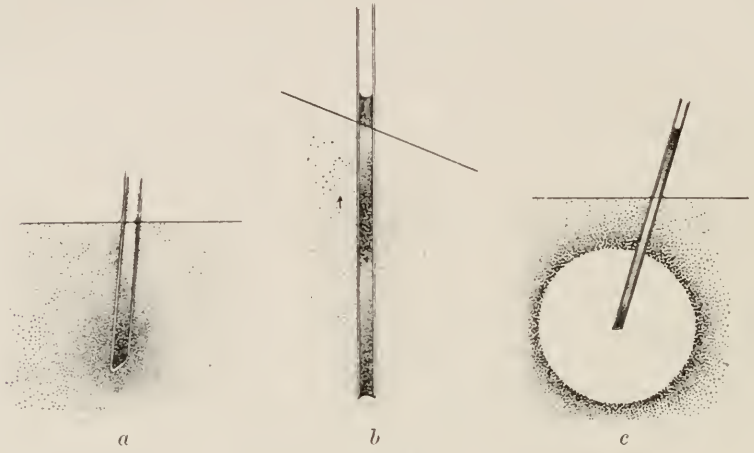


Abb. 74.

a Proschemotaxis von *Chromatium Weissii*; die Kapillare enthält 0,3% Ammonnitrat; gezeichnet unmittelbar nach dem Einschieben der Kapillare.

b Dasselbe Präparat, einige Zeit nachher.

c Apochemotaxis von *Chromatium Weissii*; die Kapillare enthält 0,5% Äpfelsäure. Nach Miyoshi.

mittel sind, *Bac. Z* wird sogar durch 0,0001% Asparagin angelockt, während z. B. für Äther, der eigenartigerweise in manchen Fällen anlockt, die Schwelle erst bei etwa 0,8% liegt. Wird nun die Reizschwelle überschritten, so findet, falls überhaupt der betr. Stoff anlockend wirken kann, die Reaktion statt. Die Bakterien sammeln sich in der Nähe der Kapillarmündung und schwimmen endlich hinein (Abb. 74a, b). Steigert man nun die Konzentration noch weiter, so findet bei einer gewissen Konzentration letzteres nicht mehr statt, vielmehr findet die Ansammlung vor der Kapillare statt, je weiter wir die Konzentration steigern, um so entfernter von der Mündung. Ein Bild, wie es Abb. 74c uns zeigt, kann also auch durch einen Stoff hervorgerufen werden, der in geringerer Konzentration stark anlockend wirkt. Es zeigt sich also ganz dieselbe Abhängigkeit der chemotaktischen Bewegungen von der Kon-

zentration, die wir bei der Phototaxis mit Bezug auf die Lichtfülle beobachtet haben. Ein Stoff, der chemotaktische Reizbewegungen auslöst, wirkt nur innerhalb bestimmter Grenzen anlockend, „positiv" oder pros-chemotaktisch. Wird die Konzentration zu stark gesteigert, so wirkt er „negativ" oder apo-chemotaktisch. Das gilt wenigstens für die meisten Stoffe; eine Anzahl anderer macht eine Ausnahme; sie wirken, wenn überhaupt, so stets negativ chemotaktisch; das klassische Beispiel hierfür ist der Alkohol. — Abb. 74c zeigt *Chromatium Weissii*, das durch eine $^1/_2$prozentige Lösung von Äpfelsäure abgestoßen wird. Hier ist die freie Säure an diesem Erfolg schuld.

Die Lage des Minimums und Optimums jedes einzelnen Stoffes ist nun, wie schon angedeutet, ganz verschieden, je nach den Bakterien, auf die der Stoff wirkt. Das lehrt z. B. wiederum ein Vergleich der Reaktionen des *Bact. termo* einer-, des *Spirillum undula* andererseits. Letzteres flieht nämlich schon Lösungen von solcher Konzentration, die ersteres noch anlocken. 2—3prozentige Chlornatriumlösungen locken *termo* noch an, treiben das *Spirillum* zurück. Legt man ein Stückchen Fleisch in einen Tropfen, in dem beide Arten gemeinsam miteinander umherschwärmen, so zeigt sich, daß sich *termo* dicht an das Stückchen herandrängt, während *Spirillum undula* sich in einiger Entfernung, wo die Konzentration der ins Wasser diffundierenden Stoffe geringer ist, ansammelt. So kann man sog. „Bakterienniveaus" konstruieren.

Füllt man Lösungen, welche die eine Form anlocken, die andere abstoßen, in eine Kapillare, so kann man erreichen, daß sich nur die eine in dieser ansammelt, und es leuchtet ein, daß man so zwei Arten voneinander trennen kann. Es liegt hier eine elektive Methode vor, die man bei Reinzuchtversuchen anwenden kann, auch gelingt es auf diese Weise, bewegliche und unbewegliche Formen voneinander zu trennen oder doch aus Mischkulturen einen großen Teil der beweglichen Formen zu isolieren, indem man z. B. ein Stück Fleisch, einen toten Regenwurm o. ä. in ein kleines Mullsäckchen einbindet, dies in die Mischkultur hängt und nach einiger Zeit herausnimmt. Solche Methoden sind tatsächlich bei chemotaktischen Studien zur Beschaffung geeigneten Bakterienmaterials verwendet worden.

Wir haben bis jetzt immer die Ausdrücke „Abstoßung" und „Anlockung" gebraucht für den Fall, daß negative oder positive Chemotaxis vorlag. Nun müssen wir aber betonen, daß diese Ausdrucksweise zwar der Bequemlichkeit halber allenfalls zu dulden, aber inkorrekt ist. De facto liegt nämlich in den Fällen scheinbarer Anlockung ebenfalls eine Abstoßung vor, und zwar ein Zurückschrecken vor ungeeigneten Konzentrationen, also eine phobische Reaktion. Es handelt sich also um

Phobochemotaxis,[1]) ganz ebenso wie wir oben von Phobophototaxis zu reden hatten. Erläutern wir das nun etwas näher:

Wir fassen eine große Form, etwa den riesigen, bedächtig dahinschwimmenden *Bac. Solmsii* (vgl. Abb. 25, S. 84), einen aus Sumpfwasser stammenden Spaltpilz, ins Auge und verfolgen die Art und Weise, wie sich die einzelnen Individuen an der Kapillarmündung ansammeln. Wir sehen, daß sich die Zellen nicht etwa mit ihrer Längsachse in die Richtung des Konzentrationsgefälles, also mit dem Vorderpol nach der Kapillarmündung gerichtet, einstellen, um zielbewußt darauf loszusteuern, vielmehr ist deutlich zu beobachten, wie sie „zufällig" in nächste Nähe der Kapillarmündung geraten, sich dann zufällig wieder von dieser entfernen, nun aber in geringer Entfernung von ihr wieder zurückschrecken und so in der Nähe der Mündung bleiben. Offenbar wirkt also in diesem Fall der Übergang in eine niedrigere Konzentration, wie sie in einiger Entfernung von der Kapillarmündung vorliegt, zurückschreckend. Wenn wir in einem zweiten Versuch nun die Kapillare füllen würden mit demselben Stoff, aber in so hoher Konzentration, daß das Optimum überschritten ist, und denselben Versuch wiederholten, so würde der *Bac. Solmsii*, wenn er zufällig in die Gegend der Kapillarmündung geriet, nun schon in einiger Entfernung von dieser zurückprallen, da nunmehr der Übergang in zu starke Konzentration als Reiz wirkt, der die Rückwärtsbewegung veranlaßt. Kurzum: Es gibt ein Optimum der Konzentration, jede zu weite Entfernung von diesem Optimum, sei es nach oben, sei es nach unten, löst phobische Reaktion aus.

Bei sehr kleinen Bakterien mag es schwierig sein, mit derselben Sicherheit, wie bei großen, festzustellen, daß phobische Reaktionsweise bei der Chemotaxis vorliegt, trotzdem kann man nicht daran zweifeln, da schon bei Beobachtung mit verhältnismäßig schwacher Vergrößerung nicht der Eindruck des zielbewußten Hinsteuerns nach der Kapillare erweckt wird, vielmehr der einer allmählichen Ansammlung und sodann der des Umherschwimmens in der Nähe der Kapillarmündung, das an das „Tanzen eines Mückenschwarms in der Sonne" erinnert. Wir wollen aber nicht verschweigen, daß von maßgebender Seite[2]) vermutet wird, daß weitere Untersuchungen neben phobischer auch topische Reizbarkeit der Bakterien nachweisen wird, da beide sich nicht ausschließen.

Die Probe auf phobochemotaktische Reizbarkeit würde man nun ganz ebenso wie bei der Phototaxis machen können: Brächte man Bakterien, die in einer Lösung von zusagender Qualität und Konzentration

1) Jennings u. Crosby, Am. J. of phys. 1901, Bd. 6, S. 29, zit. nach Pfeffer. — Rothert, W., Flora 1901, Bd. 88, S. 371. 2) Wilh. Pfeffer.

umherschwimmen, plötzlich in Lösungen höherer oder geringerer Konzentration, die, falls einseitig geboten, ein Zurückschrecken bewirken würden, so müßte auch bei solch allseitiger Konzentrationsänderung eine Schreckbewegung erfolgen. Dies auszuführen, ist nun in den meisten Fällen praktisch fast unmöglich, immerhin hat man folgendes festgestellt: Gewisse Purpurbakterien werden durch Kohlensäure zurückgeschreckt, und wenn man einen Wassertropfen, in dem solche herumschwimmen, plötzlich gleichmäßig mit Kohlensäure belädt, indem man dies Gas darüberhinleitet, so kann man Schreckbewegung beobachten, wie die Theorie es fordert. Da Überleiten von Wasserstoff nicht so wirkt, ist auch festgestellt, daß nicht etwa Verdrängung des Sauerstoffs für „den Schreck" verantwortlich zu machen ist.

Als einen besonders wichtigen Spezialfall der Chemotaxis wollen wir nun das Verhalten beweglicher Bakterien gegenüber dem freien Sauerstoff, der in ungleichmäßiger Verteilung geboten wird, betrachten: Man redet hier von Aerotaxis, genauer wäre der umständliche Ausdruck Oxygenotaxis. Wie früher eingehend erörtert wurde, haben alle Bakterien für ihre Funktionen ein freilich oft recht breites Optimum des Sauerstoffgehaltes, das bald bei oder vielleicht richtiger in der Nähe von 0 Gramm Sauerstoff liegt, bald bei höheren, wohl auch recht hohen Konzentrationen, man vgl. dazu die früheren Erörterungen (S. 262ff.). Viele bewegliche Formen können nun dies Optimum selbst aufsuchen, sobald sie sich an Orten höherer oder geringerer Konzentration befinden. Dies gilt allerdings nicht für alle beweglichen Spaltpilze; eine Ausnahme macht z. B. der oben genannte, sonst gut chemotaktisch reizbare *Bac. Solmsii*. Wir haben schon früher kurz erwähnt, daß man diese Befähigung zuerst an bestimmten farblosen Schwefelbakterien entdeckt hat, die sich an Orten ansammeln, wo der Sauerstoff in geringerer Konzentration als in der Atmosphäre vorliegt; dasselbe gilt für Purpurbakterien, von denen viele nur „äußerst geringe Sauerstoffmengen" gut ertragen konnten, andere hinwiederum mehr Sauerstoff liebten. Sehr eingehend hat man diese Fragen aber auch an den verschiedensten andern Bakterien studiert, und zwar durch Beobachtung der sog. „Atmungsfiguren", die dieselben bilden.

Als Atmungsfiguren bezeichnet man die Anordnung beweglicher Bakterien unter dem Einfluß des Sauerstoffs (und der übrigen Nährstoffe) bei bestimmten Versuchsbedingungen. Wirft man z. B. einen lebenden Bohnensamen in ein Reagensröhrchen mit Wasser, so quillt er und absorbiert infolge seiner beginnenden Atmungstätigkeit den Sauerstoff, läßt andererseits Nährstoffe für Bakterien ins Wasser austreten. Bakterien, deren Keime der Bohne anhaften, entwickeln sich nun

und trüben zuerst das Wasser gleichmäßig, um bald, wenn sie unter Sauerstoffmangel zu leiden beginnen, eine dünne Schicht, ein „Bakterienniveau" zu bilden, unterhalb des Wasserniveaus, wo von unten die Nährstoffe, von oben der nötige Luftsauerstoff sie erreicht. Verdünnt man oben die Luft, so hebt sich das Niveau, steigert man den Sauerstoffgehalt über dem Wasser, so senkt sich das Niveau, ein sicheres Zeichen, daß das Maß des Sauerstoffzutritts seine Lage mitbedingt. Ein an verschiedenen Hülsenfruchtsamen anhaftender Spaltpilz bildet solche scharf abgesetzte, horizontale Niveaus besonders schön und hat daher von dem Entdecker derselben den Namen *Bact. perlibratum* erhalten.[1])

Eingehendere Versuche hat man derart angestellt[2]), daß man an den Grund eines Reagensröhrchens einen Tropfen Nährgelatine brachte, diesen beimpfte mit *Bact. coli, typhi, pyocyaneum, fluorescens, cholerae* u. a. (— aerophobe Arten wurden bis jetzt in dieser Weise nicht untersucht —) und sodann steriles Wasser darüber schichtete. Bald bildete sich ein papierdünnes Bakterienniveau an einer bestimmten Stelle der Wassersäule; oberhalb und unterhalb desselben, von ihm durch einen klaren Zwischenraum getrennt, zeigen sich durch Bakterien bedingte Trübungen; worauf diese Trübungen beruhen, ist zweifelhaft; wir betrachten darum nur die Lage des Niveaus selbst etwas genauer. Daß diese von Sauerstoff abhängig ist, kann man eleganterweise auch dadurch beweisen, daß man dem Wasser etwas Methylenblau, einen Indikator für freien Sauerstoff, der sich bei Mangel an diesem entfärbt, zusetzt. Hat sich nach 24stündiger Kulturdauer das Niveau gebildet, so zeigt sich bald die Flüssigkeit unterhalb desselben farblos, d. h. sauerstofffrei, die über dem Niveau aber blau gefärbt. Das Niveau liegt also da, wo sauerstofffreie und sauerstoffhaltige Wasserschichten aneinandergrenzen, die Bakterien im Niveau setzen selbst dem tieferen Eindringen des Sauerstoffs eine Grenze. Verringert man den Zutritt freien Sauerstoffs von oben, indem man Öl über das Wasser schichtet, so steigt alsbald das Niveau in die Höhe. Ist dadurch der Einfluß der Niveaulage von Sauerstoffzutritt aufs klarste gekennzeichnet, so läßt sich andererseits zeigen, daß die aus der Gelatine herausdiffundierenden Nährstoffe ebenfalls für die Lage des Niveaus verantwortlich zu machen sind: Enthält diese reichlich Nährstoffe, so bildet sich das Niveau weiter oben, als wenn sie nährstoffarm ist; auch kann man nachweisen, daß das Wasser oberhalb des Niveaus fast frei von gelösten Stoffen ist.

Sehr interessant sind auch die vertikalen Verschiebungen, die das

1) M. W. Beijerinck.
2) Lehmann, K. B., und Cunhard, H., B. C. H., 1905, Bd. 14, S. 449.

Niveau im Laufe der Kultur zeigt. Zunächst bildet es sich im allgemeinen in einer ziemlich tiefen Wasserschicht, um allmählich zu steigen, in einem Fall nahm es z. B. am 9. bis 12. Tag die höchste Lage ein, etwa 6 cm über der Gelatine; dann beginnt es wieder zu sinken. Je mehr Nährstoffe die Gelatine am Grund des Wassers enthielt, um so schneller und höher stieg das Niveau im Wasser, offenbar können dann die Bakterien ihrem Sauerstoffbedürfnis besser nachgehen, ohne in die Gefahr des Nahrungsmangels zu geraten; das endliche Sinken des Niveaus ist wohl auf Nahrungsmangel, der sich schließlich einstellt, zurückzuführen. So sieht man denn hier klar den Antagonismus zwischen Sauerstoff und Nahrungsbedürfnis sich in der jeweiligen Lage des Niveaus widerspiegeln. — Unbewegliche Formen bilden keine derartigen Niveaus, höchstens Trübungen, die ziemlich scharf gegen das klare Wasser abgesetzt sein können, die Niveaubildung ist also zweifelsohne als Folge einer Reizbewegung der beweglichen Bakterien aufzufassen. Das Niveau wird als „papierdünn“ geschildert, da aber die Bakterien sich während des Versuchs vermehren, kann es nur deshalb so dünn bleiben, weil von Zeit zu Zeit sich Bakterienmassen von ihm absondern und in Form von fädigen Gebilden zu Boden sinken. Und auch sonst sind gelegentlich Trichter, Säulenbildungen und andere Veränderungen am Niveau zu beobachten, die zum Teil als Folge aktiver Bewegungserscheinungen, zum Teil als bloße Wirkungen der Schwere aufzufassen sein dürften, aber noch näher erklärt werden müssen.

Bemerkenswert ist auch das Ergebnis, das man erhält, wenn man die Gelatine am Grunde der Wassersäule mit zwei Arten infiziert. Es entsteht dann nur ein Niveau, und dies pflegt nur aus Zellen der einen Art zu bestehen, offenbar der behenderen; die der andern Art können sich nachträglich nicht eindrängen, da erstere bereits die mit Rücksicht auf Sauerstoff- und Nahrungszufuhr günstigsten Stelle okkupiert haben. Falls man zwei Arten mit sehr verschiedenen Ansprüchen an Luft und Nahrung in gleicher Weise gemeinsam untersuchen würde, könnte man möglicherweise doch die Entstehung zweier Niveaus beobachten. Die Trübung unterhalb des Niveaus pflegt bei Mischinfektionen aus Zellen beider Arten zu bestehen.

Niveaus, die nicht eben und dünn sind, sondern durch ihre sonderbare Gestalt auffallen, werden z. B. von bestimmten begeißelten Schwefelbakterien, einzelligen gekrümmten Stäbchen, gebildet. Hier hängen an der Bakterienschicht „Quästchen“, gebildet aus Bakterien, die in der Achse dieser Quästchen dauernd sich nach unten bewegen, um, am unteren Ende angelangt, umzukehren und am Rande der Quästchen wieder nach oben zum Niveau zurückzuschwimmen, auf diesem Wege die

für Schwefelbakterien charakteristischen chemischen Umsetzungen bewirkend, die wir später noch kennen lernen werden. In jedem Quästchen spielt sich also eine auf dem Kopf stehende „Fontänenbewegung“ ab (Abb. 75, 76).

Abb. 75.
Zucht v. Schwefelbakterien aus den Limanen (d. h. seichten Seen an der Küste des Schwarzen Meers, deren Boden mit durch Schwefeleisen geschwärzt. Schlamm bedeckt ist). Zu unterst schwarzer Schlamm; darüber Flüssigkeit, deren Meniskus ganz oben sichtbar; dazwischen Bakterienplatte mit 5 Fontänen.
Nach Jegunow.

Auch im mikroskopischen Präparat kann man leicht aerotaktische Bakterienansammlungen beobachten: Sobald durch die Atmungstätigkeit der Bakterien und anderer etwa anwesender Mikroorganismen der Sauerstoff unter dem Deckglas ganz oder zum Teil verbraucht ist, sammeln sich die luftliebenden Formen am Rande an, und zwar sehr luftliebende schon lange, bevor aller Sauerstoff im Innern des Tropfens verschwunden ist. Bei luftfliehenden Arten, z. B. dem *Bac. amylobacter*, hat man beobachtet, wie sie zuerst den Sauerstoff verbrauchen, indem sie gleichmäßig verteilt im Präparat umherschwimmen, um sich sodann in der Mitte des Tropfens möglichst weit entfernt von der Luft anzusammeln. Hierbei kann, wie wir das oben bei den Atmungsfiguren im Reagenzglas gesehen haben, Aerotaxis, und zwar hier negative mit positiver Chemotaxis gegen Nährstoffe in Widerstreit geraten. In einem konkreten Falle, bei *Bac. amylobacter*, hat man gefunden, daß dabei die Chemotaxis siegte und der genannte Bazillus sich in der Nähe des Deckglasrandes ansammelte, falls ausschließlich dort Nährstoffe vorhanden sind, vorausgesetzt, daß nicht allzuhohe Konzentration des Sauerstoffs ihm das unmöglich machte. (Bei Purpurbakterien hat man, nebenbei bemerkt, den Fall beobachtet, daß Stellen des Präparats, die infolge Verdunkelung gemieden waren, bei wieder einsetzender Beleuchtung aufgesucht werden, wohl infolge von Chemotaxis.[1]) Arten endlich, die ein mittleres Sauerstoffoptimum haben, sammeln sich zunächst, solange der Sauerstoff unter dem Deckglas noch nicht verbraucht ist, in der Mitte zwischen Deckglasrand und Präparatenmitte

1) Molisch, H., Die Purpurbakterien, Jena 1907

an. Dies letztere gilt u. a. für Spirillen, z. B. *Sp. tenue*, so daß man hier auch von einem Spirillentypus im Gegensatz zum Aerobien- und Anaerobientypus gesprochen hat. Besonders schön[1]) kann man die drei Typen beobachten, wenn man ein Stückchen dünnen Platindraht unter eine Kante des Deckglases legt, so daß unter diesem eine keilförmige Flüssigkeitsschicht entsteht (Abb. 77). Beim Aerobientypus beobachtet man dann, am besten mit der Lupe, eine scharf begrenzte Anhäufung von beweglichen Bakterien am freien Rand des Tropfens, von dieser getrennt in der Mitte des Tropfens einen Klumpen ruhender Bakterien, die den Rand nicht mehr erreichen konnten, da sie infolge Sauerstoffmangels zu früh starr wurden. Diese Ansammlung in der Mitte unterbleibt bei solchen aeroben Arten, welche verhältnismäßig lange Zeit ohne Sauerstoff beweglich bleiben, und es entsteht der sog. anormale Aerobientypus. Beim Spirillentypus zeigt sich eine sehr scharf abgegrenzte Bakterienschicht parallel zum und in einiger Entfernung vom Rand des Tropfens; die Mitte bleibt frei, weil sich diese Formen auch bei sehr geringem Sauerstoffgehalt noch nach ihrem Optimum verfügen können. Beim Anaerobientypus sammeln sich die Bakterien, wie schon erwähnt, möglichst weit vom Sauerstoff der Luft an.

Abb. 76.
Teil der Bakterienplatte in Abb. 75, stärker vergrößert. (Vergr. 11.)
Nach Jegunow.

Noch sei erwähnt, daß man häufig mit gutem Erfolg auch Luftblasen im Innern des Präparatentropfens als Sauerstoffquelle benutzen kann. Luftgierige Arten sammeln sich dicht um solche an, andere Arten fliehen sie mehr oder minder energisch.

1) Beijerinck, M. W., B. C. 1893, Bd. 14, S. 844.

Es wird jetzt ohne weiteres einleuchten, daß man an solchen mikroskopischen Präparaten früh den verschiedenen Bedarf der Bakterien an Sauerstoff studiert hat; derartige Atmungsfiguren bieten zwar keine Handhabe, um quantitative Versuche anzustellen, wohl aber ermöglichen sie, einen schnellen Überblick über das ungefähre Sauerstoffbedürfnis verschiedener Arten zu gewinnen. So hat man neuerdings jene schon erwähnten Versuche mit Purpurbakterien wieder aufgegriffen und an der Hand von Atmungsfiguren in Bestätigung der früheren Angabe gefunden, daß das Sauerstoffoptimum der allermeisten Purpurbakterien ziemlich tief liegt, bei allen untersuchten Arten unter dem Sauerstoff-

Abb. 77.

„Horizontalprojektionen von Bakterienpräparaten in je einem großen Wassertropfen. Objektträger nicht wiedergegeben, sondern nur die drei runden Deckgläser. Zwischen Objektträger und Deckglas ist an einer (in der Zeichnung obersten) Stelle ein Platindrähtchen eingelegt zu denken, so daß also jedes Deckglas mit dem Objektträger einen sehr spitzen Winkel bildet."

m Meniskus der Wassertropfen.

I. *Aerobientypus.*

a Sauerstoffhaltige Randzone, in der sich die sich bewegenden Zellen ansammeln, während die ruhenden *r* im Innern liegen bleiben. *f* bakterienfreier Raum.

II. *Spirillentypus.*

sp Ansammlung der Zellen.

III. *Anaerobientypus.*

a n Luftscheue Bakterien, in der Mitte des Tropfens angesammelt.

Nach Beijerinck aus Lafars Hdb.

gehalt der Atmosphäre, daß weiterhin das Maximum bei den meisten ebenfalls unter dem Sauerstoffgehalt der Luft liegt; einige wenige können sich bei freiem Luftzutritt noch entwickeln. Sodann hat man im Gegensatz zu früheren Angaben gefunden, daß es auch Purpurbakterien gibt, die ganz ohne freien Sauerstoff gedeihen können. Interessant ist es zu hören, daß gewisse aus dem Meer stammende Chromatiumarten in einer durch Terpentinharz sauerstoffdicht abgeschlossenen Deckglaskultur mehr als ein Jahr gesund und beweglich blieben und auf Wunsch phobophototaktische Schreckbewegungen ausführten. Nach solchen Präparaten sind Abb. 72 und 73 vom Entdecker dieser Tatsache ausgeführt. So sehen wir denn innerhalb der einen Gruppe der Rhodobakterien sehr verschiedene Ansprüche an Lüftung des Standortes.

Freilich zeigte sich gerade bei solchen Untersuchungen der Atmungsfiguren von Purpurbakterien eine weitgehende Inkonstanz und ein Wechsel der „Sauerstoffstimmung". Individuen ein und derselben Art, z. B. des *Rhodospirillum giganteum*, aus einem Heuinfus isoliert, zeigen teilweise Spirillen-, teilweise Anaerobientypus. Während eines längere Zeit dauernden Versuches zeigt sich bei der genannten sowie andern Purpurbakterien, daß sie Schichten von niedrigerer Sauerstoffkonzentration als zu Beginn des Versuchs aufsuchen. Nach früheren Untersuchungen trifft das auch für *Chromatium* zu, und es scheint, als ob hierbei auch die Frage, mit wieviel Schwefelwasserstoff die Zellen vorher in Berührung waren (es handelt sich ja bei den genannten Formen um rote Schwefelbakterien), eine Rolle spielt.

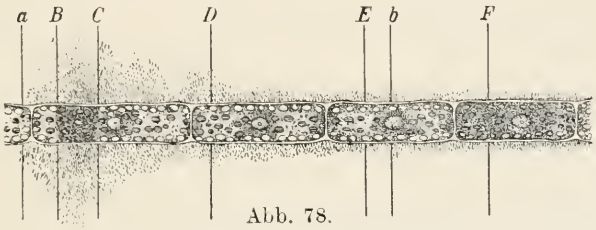


Abb. 78.

Algenfaden im Mikrospektrum.

Falls die Energieverteilung im Spektrum gleichmäßig wäre, würde bei *F* eine zweite ebenso starke Bakterienansammlung wie zwischen *B* u. *C* stattfinden.

Nach Pfeffer.

Interessant ist auch, was man ermittelt hat über die unter dem Deckglas sich bildenden Atmungsfiguren von fakultativ Anaeroben[1]): Dieselben zeigen fast immer den Aerobentypus, sammeln sich also am Rand des Tropfens an. Eine Ausnahme machte z. B. *Bact. cloacae*, eine Art, die dem *Bact. coli* gleicht, aber sich durch Verflüssigung der Gelatine und durch die Erzeugung stinkender Stoffwechselprodukte davon unterscheidet. Dies zeigt den mit dem Spirillentypus nahe verwandten sog. Vibrionentypus, d. h. eine Ansammlung, die in sehr kleinem Abstand vom Rand des Meniskus sich bildet, nicht so scharf abgegrenzt ist wie beim Spirillentypus, und bei welcher eigenartigerweise sich auch noch eine sehr feine Ansammlung im Meniskus selbst zeigt. Wie das zustande kommt, ist zweifelhaft; man hat auf Spaltung der betr. Art in zwei physiologische Rassen geschlossen, die sich gegen Sauerstoff verschieden verhalten. Andere Versuche, bei einer Art zwei Niveaus zu erhalten, sind gescheitert. — Wie schnell sich die Ansamm-

1) Porodko, Th., J. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 41, S. 1. Ritter, G., B. C. II, 1907, Bd. 20, S. 32.

lungen bilden, hängt natürlich von den spezifischen Befähigungen der betreffenden Art, mit der man experimentiert, und von den Lebensbedingungen ab. Bei fac. Anaeroben, z. B. *Bact. vulgare*, bildete sich das Niveau bei Verwendung von Peptonwasser als Kulturflüssigkeit im Laufe einer halben Stunde, wurde Zucker zugegeben, wodurch die Beweglichkeit dieser Formen bei mangelndem Sauerstoffzutritt länger andauert, so war das Niveau erst nach einer Stunde fertig.

Statt Luft kann man auch andere Sauerstoffquellen für derartige Versuche verwerten, besonders bemerkenswert ist es, daß man mit Erfolg grüne Algenzellen, die im Licht Sauerstoff ausscheiden, dazu benutzen kann. Luftgierige Bakterien sammeln sich bei Beleuchtung, falls sie beweglich sind, in dichten Schwärmen um solche Zellen an, und zwar eben um die Stellen, wo die Chlorophyllkörner liegen, um sich bei eintretender Dunkelheit wieder zu zerstreuen. Umgekehrt fliehen sauerstofffeindliche Formen solche Algenzellen, wenn man Licht zutreten läßt, noch andere Formen halten sich in gewisser respektvoller Entfernung von diesen Sauerstoffgasometern. Mittels dieser Methode kann man schon ganz fabelhaft geringe Sauerstoffspuren, die von Pflanzenzellen ausgeschieden werden, nachweisen, und es ist bekannt, daß sich die Pflanzenphysiologie dieser Methode bedient, um in zweifelhaften Fällen nachzuweisen, ob bestimmte grüne Zellen unter diesen oder jenen Bedingungen Sauerstoff aushauchen oder nicht. Man hat so u. a. auch die Frage zu fördern gesucht, in welcher Lichtfarbe die Sauerstoffausscheidung der grünen Zelle am lebhaftesten vor sich geht, indem man ein kleines Spektrum auf den Mikroskoptisch entwarf und beobachtete, an welcher Stelle des Spektrums die stärkste Ansammlung von Bakterien stattfindet. Man werfe einen Blick auf Abb. 78 und vgl. darüber die physiologischen Handbücher.

Wie nochmals zum Schlusse hervorgehoben sei, zeigen alle Beobachtungen über Aerotaxis, daß es eine phobische Reizbewegung ist wie andere chemotaktische Bewegungen auch, daß sie also besteht in einem Zurückprallen vor Konzentrationen des Sauerstoffes, die sich zu weit nach oben oder nach unten vom jeweiligen Optimum entfernen.

Versuche, auch die luftgierigsten bisher bekannten Bakterien vor allzu hohen Sauerstoffkonzentrationen zurückprallen zu machen, liegen noch nicht vor, ihre Ausführung dürfte auch auf Schwierigkeiten stoßen. Daß sie aber gelingen würden, unterliegt wohl keinem Zweifel.

Wenden wir uns mit wenigen Worten zur Osmotaxis der Bakterienzelle! Während Chemotaxis ausgelöst wird durch Stoffe, die kraft ihrer chemischen Eigenart wirken, wird die Osmotaxis hervorgerufen durch Stoffe, die durch den osmotischen Druck ihrer Lösungen, d. h. durch

das Maß der ihren Lösungen innewohnenden wasseranziehenden Kraft, die Bewegungserscheinungen von Bakterien zu beeinflussen vermögen. Schon aus früher Gesagtem wissen wir, daß Stoffe, die nur osmotisch und nicht auch chemisch wirken, nicht existieren, woraus folgt, daß eine saubere Scheidung zwischen Osmotaxis und Chemotaxis der Natur der Sache nach unmöglich ist. Immerhin dürfen wir dann, wenn ein Stoff bei geringer Konzentration keine oder doch keine bemerkenswerte Chemotaxis auslöst, wohl aber sich wirksam zeigt, sobald seine Konzentration so hoch steigt, daß der osmotische Druck seiner Lösung für die Zelle nicht mehr gleichgiltig ist, auf osmotaktische Reizung schließen. Daß Bakterien solche osmotaktische Reizbarkeit zeigen, d. h. vor Lösungen zu hoher oder zu niedriger Konzentration zurückweichen, kann nicht wundernehmen, da sie ja an ihren Standorten an bestimmte Konzentrationen mehr oder minder scharf akkommodiert sind. Das leuchtet besonders ein für Seewasserbakterien. So hat man denn auch gefunden, daß Spirillen des Meeres vor Lösungen von höherer wie auch von niedrigerer Konzentration, als sie dem Seewasser, in dem sie leben, zukommt, fliehen, — d. h. phobo-osmotaktische Reizbewegungen ausführen. Und auch auf folgende Weise hat man Osmotaxis nachgewiesen: Man hat auf Bakterien mittels der oben geschilderten Kapillarmethode Lösungen von Reizstoffen wirken lassen, die für sich allein eine Ansammlung um den Mund der Kapillare hervorrufen würden, diesen Stoffen aber Salze beigefügt und untersucht, bei welcher Konzentration diese Salze durch ihre negativ osmotaktische Wirkung eben imstande sind, die positiv chemotaktische Wirkung des Reizmittels aufzuheben. Es zeigte sich nun, daß die betr. Grenzkonzentrationen der verschiedenen geprüften Salze, soweit sie nicht chemisch wirkten, „isosmotisch“ waren, denselben osmotischen Druck entwickelten, woraus man auf osmotische Wirksamkeit schließen darf.[1]) In diesem Fall fliehen also Bakterien zu hohe Konzentrationen, wahrscheinlich würde man bei geeigneter Versuchsanstellung auch finden, daß sie destilliertes Wasser fliehen, also Orte, wo der osmotische Druck gleich Null ist, da destilliertes Wasser zwar „vom Himmel fällt“, aber doch an Bakterienstandorten nicht haltbar ist. Man hat geschlossen, daß nur solche Bakterien, die plasmolysierbar sind (S. 87 f.), auf osmotische Beeinflussung reagieren könnten, der Schluß scheint aber nicht zwingend, da ja auch ohne deutliche Plasmolyse, d. h. ohne daß dem Zellsaft größere Wassermengen entzogen werden, lokaler Wasserentzug durch osmotisch wirksame Stoffe aus bestimmten Stellen des Protoplasmas denkbar ist.

1) Massart, J., Arch. de biol. 1889, Bd. 9, S. 515.

Als letzter Taxis sei nun noch der Geotaxis gedacht, der Erscheinung, daß die bewegliche Bakterienzelle den Mittelpunkt der Erde flieht oder sich ihm nähert, einfacher ausgedrückt, daß sie im Kulturgefäß nach oben oder nach unten schwimmt. Man[1]) hat zwei Spirillen gefunden, *Spirillum a* und *Spirillum b*; das erstere bewegt sich in einem senkrecht gestellten Röhrchen nach oben, das letztere nach unten, und zwar nicht passiv fallend, sondern aktiv nach unten schwimmend. Ersteres ist somit als negativ, letzteres als positiv geotaktisch zu bezeichnen, vorausgesetzt, daß diese Beobachtung zutrifft, was etwas zweifelhaft erscheint. Außer in dem eben genannten Fall ist Geotaxis nur bei bestimmten Purpurbakterien mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit beobachtet worden, jedenfalls spielt die Richtung der Schwerkraft im Gegensatz zu dem, was für höhere Gewächse allbekannt ist, nur eine untergeordnete Rolle im Bakterienleben. Der Annahme, daß Bakterien die Richtung der Schwere als Reiz auf sich wirken lassen können, steht an sich nichts im Wege; nur kann es sich natürlich nicht um eine phobische Reaktion handeln, man könnte denken, daß Inhaltsbestandteile der Zelle, Reservestoffkörnchen oder ähnliches sich immer nach der erdwärts gerichteten Seite der Zelle senken, so dieser die Richtung der Schwere vermittelnd. Das wäre dann ebenso wie nach der Statolithentheorie bei höheren Pflanzen, welchen ebenfalls durch Senkung schwerer Körperchen, wie Stärkekörner, in der Zelle die Richtung der Erdschwere angezeigt werden soll. Solche Fragen eingehend zu diskutieren, hätte aber erst dann Zweck, wenn Geotaxis bei Bakterien über allen Zweifel erhaben wäre. — Wie anhangsweise noch erwähnt sei, hat man bei dem schon mehrfach genannten *Bact. Zopfii* beobachtet, daß es, in Gelatine-Stichkulturen gezüchtet, vom Stichkanal in zahlreichen vom Stich schräg nach oben verlaufenden Strahlen wächst, deren Richtung man als durch die Richtung der Schwerkraft bedingt ansah. Durch diese Strahlen hauptsächlich unterscheiden sie sich von Kulturen des *Bact. vulgare*. Nach neueren Untersuchungen handelt es sich aber zweifellos darum, daß in der Gelatine beim Abkühlen Spannungen entstehen, und daß die Bakterienzellfäden senkrecht zur Richtung der Druckspannungen, d. h. in der Richtung der Zugspannungen wachsen, und zwar dürfte das einfach aus rein mechanischen Gründen erfolgen, nicht aber eine Folge davon sei, daß diese Spannungen Reizerscheinungen auslösen. Man hat um dieser Erscheinung auch einen gelehrt klingenden Namen zu geben, von „Elastikotropie“ gesprochen.[2])

1) Massart, J., Bull. ac. roy. belg. 1891. Bd. 22, S. 148.

2) Jacobsen, H. C., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 53. Sergent, E., Ann. de l'inst. Pasteur 1907, Bd 21, S. 842. Eisenberg. P., B.C. I, Or. 1910, Bd 48, S. 125.

Schließlich sei an dieser Stelle abermals auf einige Erscheinungen hingewiesen, die wohl als Taxieen zu deuten sind, aber noch näherer Aufhellung bedürfen: Wenn wir eine flüssige Kultur des *Bac. asterosporus* oder einer ähnlichen Form mit bloßem Auge beobachten, so sehen wir in der ersten Zeit die Nährlösung gleichmäßig getrübt, dann sammeln sich die Bakterien zu Klümpchen an, und in den zu solchen Klümpchen vereinten Zellen findet dann Sporenbildung statt. Betrachten wir die Vorgänge mit dem Mikroskop, so sehen wir, daß von den umherschwärmenden Zellen einige unbeweglich werden, daß dann andere, vorläufig noch bewegliche an erstere heranschwimmen, sich wieder entfernen, um sich bald darauf wieder zu nähern und endlich in unmittelbarer Nähe der ersteren unbeweglich liegen zu bleiben. Andere folgen ihrem Beispiel, und so entstehen jene klumpigen Anhäufungen. Wahrscheinlich beruht dieser „Geselligkeitstrieb", der sich hier offenbart, auf chemotaktischen Erscheinungen.[1]) Gleiches beobachteten wir auch bei der Fruchtkörperbildung der Myxobakterien, bei denen die vegetativen Stäbchen durch die sich zur Sporenbildung anschickenden angezogen werden, wodurch der erste sichtbare Anfang der Fruchtkörperbildung zuwege kommt. Es sei endlich noch auf eine beachtenswerte Erscheinung verwiesen, die sich gleichfalls als Chemotaxis bei genauerem Studium entpuppen dürfte. Beobachtet man zwei einander benachbarte Schwärme von Myxobakterien auf der Oberfläche von Gallertnährböden, so pflegen, wenn sie bei fortschreitender Vergrößerung aneinanderstoßen, sie zu einem zu verschmelzen, wenn es sich um Schwärme derselben Art handelt. Anderenfalls bleibt zwischen beiden, auch wenn sie sich unmittelbar berühren, doch eine scharfe Trennungslinie bestehen. Auf solche Weise hat man in schwierigen Fällen auch die Frage zu entscheiden versucht, ob zwei Schwärme ein und derselben Art angehören, oder nicht.[2]) Endlich sei erwähnt, daß auch galvanotaktische Reizbarkeit bei Bakterien nachgewiesen ist.[3])

* * *

Nachdem wir im vorhergehenden einige der wichtigsten Reizbewegungen der Bakterien kennen gelernt haben, wollen wir im folgenden die Frage erörtern, nach welchen Richtungen wir unsere bis-

1) Meyer, A., Flora 1897, Bd. 84, S. 185.

2) Wolf, F., Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1909, Bd. 2, S. 90.

3) Verworn, M., Pflüg. Arch. 1889, Bd. 46, S. 290. Lortet, L., Compt. rend. 1896, Bd. 122, S. 892.

herigen Erfahrungen noch ausbauen können und weitere Arbeiten kennen lernen, welche das Fundament bilden für eine allgemeine „Reizphysiologie" der Spaltpilze! Wir beginnen mit einigen Ausführungen terminologischer Natur! Daß die äußeren Bedingungen, und zwar ihr Wechsel, die „Inhomogenität" des Mediums auf die Zellen als sog. „Reize" wirken, haben wir schon gehört, ebenso, daß man die Bewegungserscheinungen, die man als Folge davon beobachten kann, als „Reaktion" oder „Antwort" der Zelle auf den Reiz bezeichnet. Da in diesen Reizphänomenen offenbar Erscheinungen vorliegen, die man in prinzipiell derselben Weise an allen Wesen, auch an den kompliziertesten, den Menschen, beobachtet, so sagt man nicht bloß, die Bakterien seien wie wir selbst und alle anderen Organismen durch Reizbarkeit ausgezeichnet, man hat sich vielmehr daran gewöhnt, die Ausdrucksweise, die sonst in der menschlichen Psychologie üblich ist, in weitgehendem Maße auf diese physiologischen Beobachtungen an Bakterien (und auch anderen Pflanzen) zu übertragen; so sagt man, die Bakterien „empfinden" („perzipieren") den Reiz, man spricht ihnen Empfindungsfähigkeit, Empfindlichkeit, Sensibilität zu, Ausdrücke, die deshalb nur im übertragenen Sinne zu verstehen sind, weil man unter Empfindung gewöhnlich einen mit Bewußtsein gepaarten Vorgang bezeichnet und weil physiologische Forschung, über deren Ergebnisse wir hier berichten, natürlich gar nicht in der Lage ist, über derartige psychische Prozesse etwas auszusagen: Da aber die betreffenden Ausdrücke gut eingebürgert sind, so verdienen sie beibehalten zu werden, sobald der Physiologe ihnen keinen psychologischen Beigeschmack anhaften läßt. Auch haben sie das Gute, daß sie davor hüten, die ganzen Reizerscheinungen, die offenbar äußerst komplizierter Natur sind, allzu grob mechanisch aufzufassen, wie das von seiten solcher, denen der Überblick fehlt, immer noch allzu häufig geschieht. Richtiger wäre es natürlich, zu sagen: die Bakterien „nehmen" die Reize „auf". Man hat auch die Erfahrungen über phobische, chemische und andere Reizbarkeit, über die wir berichtet haben und zu denen wir noch im folgenden Ergänzungen bringen wollen, auf die Formel gebracht: die Bakterien haben „Sinne", Gesichtssinn, Geschmacksinn usw.; auch diese Ausdrucksweise — das wird nachher noch einleuchten, wenn wir neuere Fragestellungen erörtern — ist jedenfalls sehr anschaulich; man wird allerdings nicht leugnen können, daß sie schon etwas stark „menschelt".

Spricht man von „Sinnen" der Bakterien, so geht man nur einen kleinen Schritt weiter, wenn man auch nach Sinnesorganen fragt, d. h. nach Orten der Zelle, die für die Reizaufnahme (Perzeption) bestimmt und befähigt sind. Von solchen Sinnesorganen weiß man nun bei Bak-

terien gar nichts. Denkbar wäre zunächst, daß die Orte der Reaktion, d. h. in unseren Fällen die Geißeln, auch die Orte der Perzeption wären, das ist aber so gut wie ausgeschlossen. Man wird vielmehr annehmen, daß die Reizaufnahme dem Protoplasma im Inneren der Zellwand vorbehalten ist, muß es aber ganz ungewiß lassen, ob das gesamte Protoplasma dazu befähigt ist, oder nur bestimmte Teile, Strukturen desselben, etwa jene Protoplasmaorgane körnigen Aussehens, von denen die Geißeln ihren Ursprung nehmen (vgl. S. 143 f.). Auch ist bei chemischer Reizung unbekannt, ob der Reizstoff ins Innere eindringt oder ob Kontakt mit der Außenschicht des Protoplasmas genügt. Wie dem auch sei, unter allen Umständen müssen im Zellinneren von den reizempfindlichen Teilen des Protoplasmas Impulse zu den Bewegungsorganen geleitet werden, welche Richtung und Schnelligkeit der Bewegungen bestimmen. Ob solche Reizleitung an bestimmte Bahnen (Stränge, die mit unseren Nervenbahnen verglichen werden könnten) im Protoplasma gekettet ist, oder ob das gesamte Protoplasma zur Reizleitung befähigt ist, muß unbestimmt bleiben. Im ersteren Fall würde man von diffuser Reizleitung durch das Protoplasma sprechen. Es dürfte übrigens nicht allzu schwer fallen, die Notwendigkeit einer derartigen Reizleitung im Bakterienleib direkt zu beweisen: Sobald es gelänge, zu beobachten, wie ein nur am Hinterende mit Geißeln versehenes Purpurbakterium schon bei Verdunkelung seines vorderen Poles zurückschreckt, wäre das erreicht; bei anderen niederen Wesen ist derartiges tatsächlich gelungen. Daß auch zum Verständnis des koordinierten Zusammenwirkens vieler Geißeln an einer Zelle oder Kolonie die Annahme von Reizleitungen unerläßlich ist, haben wir früher schon gehört. Es sei noch hinzugefügt, daß man die Kette von Vorgängen, chemischen oder physikalischen, die sich von den Orten der Reizaufnahme zu denen der Reaktion ausspannt, als „Reizkette" zu bezeichnen pflegt.

Gehen wir nun dazu über, zu untersuchen, inwieweit es gelungen ist, die Berechtigung des eben Ausgeführten auch für die Reizbewegungen der Spaltpilze experimentell zu bekräftigen.

Wir wenden uns zunächst solchen Studien zu, die klar beweisen, daß Perzeption, also Reizaufnahme und Reaktion, also Bewegung zwei gesonderte Vorgänge sind, ganz gleichgiltig, ob sie räumlich mehr oder minder weit getrennt in der Zelle erfolgen. Zuerst könnte man versucht sein anzunehmen, daß dieser Beweis auf zweierlei Weise geführt werden könne. Entweder dadurch, daß man zwar die Perzeption erhalten bleiben läßt, aber die Reaktionsfähigkeit (Beweglichkeit) ausschaltet, oder aber umgekehrt, indem man die Perzeption für Reize unterdrückt, aber die Beweglichkeit nicht eliminiert. De facto ist aber offenbar der erste Weg

nicht gangbar, da man bei ausgeschalteter Beweglichkeit vorläufig kein Mittel hat, um das Erhaltenbleiben der Perzeption, eines uns heutigen Tages unsichtbaren Vorganges, auf den man ja nur aus der Reaktion schließt, nachzuweisen. Somit bleibt nur der andere Weg, durch experimentelle Eingriffe zu erreichen, daß unsere Versuchsobjekte zwar sich noch bewegen können wie vorher, aber gleichwohl in keiner Weise durch Ansammlung, Schreckbewegung oder ähnliches auf Reize reagieren; in diesem Falle wäre zwar die Reaktionsfähigkeit ungehemmt, die Reaktion aber unterbleibt, da offenbar die Perzeptionsfähigkeit vernichtet ist, — ebenso wie bei einem höheren Tiere, das man geblendet oder durch geeignete Eingriffe im Nervensystem für Lichtreize unempfänglich gemacht hat, ohne seine Muskeltätigkeit zu schädigen.

Daß nun tatsächlich etwas derartiges auch bei Spaltpilzen möglich ist, das lehrt schon der Anblick fast jedes Präparates beweglicher Bakterien, die man auf Reizbewegungen untersucht: Neben den Zellen, die sich prompt in der Lichtfalle oder am Mund der Kapillaren bei chemotaktischen Versuchen sammeln, finden sich fast immer solche, die nicht reagieren, obwohl sie ebenso lebhaft beweglich sind als die anderen. Hier muß also in der Perzeption oder der Reizleitung irgend etwas in Unordnung sein, während die Geißeln normal funktionieren. Auch hörten wir schon, daß oft ganze Kulturen gut beweglicher Spaltpilze zu Reizversuchen nicht zu brauchen sind; hier gilt dasselbe also nicht für einzelne, sondern für alle Individuen. Weitaus wichtiger aber ist es nun, daß es in gewissen Fällen gelungen ist, durch ganz bestimmte Beeinflussungen zu erzielen, daß zwar die Reaktion unterbleibt, nicht aber die Reaktionsfähigkeit, und zwar durch geeignete narkotische Mittel, die man auf die Bakterien einwirken läßt. Bei der Wichtigkeit der Tatsache sei darüber, sowie über sonstige narkotische Wirkungen etwas eingehender berichtet: Wenn man Äther oder Chloroform in geeigneter Dosis auf bewegliche Bakterien einwirken läßt, indem man sie in wässerigen Lösungen dieser Stoffe schwimmen läßt, so gelingt es, eine Konzentration abzupassen, bei welcher zwar die Beweglichkeit nicht im allermindesten gehemmt ist, wohl aber die Reaktion auf Reize unterbleibt. Die Bakterien bewegen sich also kreuz und quer durch die Lichtfalle hindurch oder an der mit Reizstoffen gefüllten Kapillarenmündung vorbei, als ob sie nicht da wären. Ganz besonders gut gelingt dies bei *Bact. termo.* In 20prozentigem Äther- oder 10prozentigem Chloroformwasser schwärmen die Zellen dieser Art lebhaft umher, aber zeigen keine chemotaktische Reizaufnahme. Stärkere Dosen der Narcotica würden dann auch die Beweglichkeit sistieren und endlich zum Tod führen. In gleicher Weise kann man z. B. die aerotaktische Empfindlich-

keit ohne Schädigung der Bewegung ausschalten. Auch bei anderen Bakterien kann man dasselbe erreichen, nur findet man dann häufig, daß die Beweglichkeit immerhin etwas unter solchen Konzentrationen der Narcotica leidet, welche die Reizempfindlichkeit aufheben. War bei *Bact. termo* die Perzeption und Reaktionsfähigkeit glatt zu trennen, so gelingt dies etwas weniger leicht bei *Bac. Solmsi, Spirillum undula* und *Bac. amylobacter*. Während somit bei *termo* die Grenzwerte des Narkotikums für Unempfindlichkeit und Bewegungsunfähigkeit ziemlich weit auseinanderliegen, rücken sie bei den anderen Formen näher und näher. Zu erwähnen ist noch, daß in praxi beim *Bac. Solmsii* diese Trennung überhaupt nur durch Chloroformwasser von geeigneter Konzentration, nicht aber durch Ätherwasser zu erzielen ist. Ätherwasser wirkt auf diesen Spaltpilz erst in einer sehr hohen Konzentration narkotisierend, welche auch seine Beweglichkeit schon sehr stark herabsetzt.

Allbekannt ist es, daß man bei höheren Wesen durch Narkotika prinzipiell dasselbe erreichen kann, was wir soeben an Bakterien schilderten. Und so hat der Forscher[1]), welcher zuerst die genannten Versuche mit Bakterien anstellte, mit Fug und Recht gesagt, daß „hier ein schöner Beweis vorliege für die heutige Anschauung, daß die Reizbarkeit in der ganzen belebten Welt dem Wesen nach gleich ist und daß das Empfindungsvermögen bei allen Organismen auf prinzipiell denselben Eigenschaften des Protoplasmas beruhe".

Es ist nun beachtenswert, daß die Aufhebung der Empfindlichkeit durch Narkotika keine Funktion der Zeit ist; hebt die betr. Konzentration die Empfindlichkeit für Reize überhaupt auf, so tut sie es im ersten Moment ihrer Einwirkung bereits. Anders die Wirkung der narkotischen Mittel in höheren Konzentrationen, in denen sie schädigen, die Beweglichkeit beeinträchtigen und endlich den Tod herbeiführen. Bei der durch sie bewirkten Hemmung der Beweglichkeit und Schädigung des Lebens spielt die Zeitdauer eine große Rolle, Bewegung und Leben wird also nicht stets sofort, sondern unter Umständen durch nicht allzu große Dosen erst allmählich sistiert. Offenbar wirken in diesem Falle die genannten Mittel nicht nur narkotisierend, sondern haben noch schädliche Nebenwirkungen, die sich mit der Zeit steigern.

Noch in anderer Beziehung sind die eben genannten Erfahrungen für die gesamte Physiologie von Bedeutung geworden.

Ein um die Lehre von der Narkose sehr verdienter Forscher[2]) hat auf Grund seiner Erfahrungen den Satz aufgestellt, daß die Emp-

1) Rothert, W., J. f. wiss. Bot. 1903. Bd. 39, S. 1.
2) E. Overton, zit. nach Rothert.

findlichkeit der gesamten Lebewelt gegen Narkotika abhängig sei von der Entwickelungshöhe der Organismen bzw. Zellen, auf welche sie einwirken: Je höher die Entwicklungsstufe, um so größer die Empfindlichkeit. Die Erfahrungen an Spaltpilzen, über die wir eben berichteten, lehren aber, daß diesem Satze allgemeine Gültigkeit nicht beizumessen ist. Denn die einzelnen Bakterien sind in dieser Beziehung von sehr verschiedener Widerstandskraft, obwohl man ihnen doch wenigstens annähernd dieselbe Organisationshöhe zusprechen muß. Daß z. B. *Bac. amylobacter* gegen Äther weit unempfindlicher ist als *Bact. termo*, haben wir oben erwähnt, und gleiches gilt auch für andere Spaltpilze, selbst solche, die sich morphologisch äußerst ähnlich sind.

Nachdem wir durch obige Mitteilungen gezeigt haben, daß die Reizerscheinungen der Spaltpilze wie die der komplizierteren Wesen verschiedene Phasen durchlaufen, welche durch narkotische Mittel in ungleicher Weise beeinflußbar sind, somit durch solche getrennt dargestellt werden können, gilt es weiter vorwärts zu dringen und zu untersuchen, ob wir die Analogie zwischen der Reizbarkeit von Bakterien und höheren Wesen noch weiter treiben können, — ist es doch klar, daß wir durch solche Versuche das Wesen der Reizbarkeit niederer Organismen am leichtesten unserem Verständnis nahe bringen können. Und so lautet denn die weitere Frage, deren Behandlung wir uns nun zuwenden, wenn wir sie gleich etwas drastisch formulieren wollen: Haben die Bakterien nur einen Sinn oder mehrere Sinne, wie höhere Wesen? Die Frage scheint sehr kühn, nachdem wir gehört haben, daß von Sinnesorganen der Bakterien schlechterdings nichts bekannt ist; darum hat es großen Reiz für uns, zu verfolgen, wie man zunächst aus einigen Erfahrungen geschlossen hat, daß den Bakterien mehrere Sinne zugeschrieben werden müssen, bis es in neuester Zeit gelang, die Richtigkeit dieses Schlusses einwandfrei zu beweisen. Doch formulieren wir erst die Frage, um die es sich handelt, etwas genauer und objektiver.

Über die Art und Weise, wie die Reize aufgenommen werden, über das Wesen des Perzeptionsvorganges also, wissen wir nichts, müssen aber annehmen, daß irgendwelche Eigenschaften des Protoplasmas vorhanden sind, die sich bei der Reizaufnahme verändern; diese Veränderungen wären dann das erste Glied der Reizkette. Beruhen nun die verschiedenen Empfindlichkeiten auf ein und derselben Eigenschaft des Protoplasmas, oder sind es verschiedene Qualitäten desselben, auf die sich die verschiedenen Empfindlichkeiten gründen? Das ist die Frage, die wir entscheiden müssen, wenn wir wissen wollen, ob die Bakterien „einen Sinn oder mehrere Sinne“ besitzen.

Schon die ersten[1]) exakten Untersuchungen über Chemotaxis der Bakterien liefern Beiträge zur Entscheidung dieser Frage, und zwar in dem Sinne, daß die Bakterien mehr als eine chemische Empfindlichkeit besitzen. Viele Bakterien, so sahen wir, reagieren auf Fleischextrakt, von diesen aber nur einige auf Dextrin, andere auf Schwefelwasserstoff. Somit beruht die Empfindlichkeit gegen Fleischextrakt auf einem anderen Vorgang als die gegen Dextrin, diese wiederum auf einem anderen als die gegen Schwefelwasserstoff. Ein Spaltpilz also, der gleichzeitig durch Fleischextrakt und durch Dextrin oder durch ersteres und durch Schwefelwasserstoff gereizt werden kann, besitzt mindestens zwei chemische Sinne, zwei „Geschmackssinne". So ist also chemotaktische Empfindlichkeit ein Sammelbegriff, ebenso wie der „Geschmack" ein Sammelname für die Empfindungen süß, salzig, bitter, sauer usw. ist. Und zu gleichem Schluß führen uns folgende sehr beachtenswerte Erfahrungen: Es hat sich gezeigt[2]), daß bestimmte anorganische Salze, nämlich salpetersaure Salze für *Spirillum rubrum* keine chemische Reizmittel sind, sondern im Gegenteil die chemische Empfindlichkeit aufheben, aber nicht mit Bezug auf alle, sondern nur auf einige chemischen Reizmittel. Schwimmt der genannte Spaltpilz statt in Wasser in Lösungen salpetersaurer Salze, so wird er z. B. nicht durch Kaliumchlorid und Ammoniumchlorid, die sonst gute Reizmittel sind, wohl aber durch schwefelsaure Salze, Erbsendekokt usw. gereizt. Diese partielle Abstumpfung der Empfindlichkeit deutet gleichfalls darauf hin, daß eben diese Empfindlichkeit auf verschiedenen Eigenschaften, „Sinnen" des Protoplasmas beruht.

Da wir auf Grund dieser Erfahrungen darauf schließen, daß die Spaltpilze mehr als einen chemischen Sinn haben, ist es eigentlich schon sicher, daß chemische, osmotische, aerotaktische Empfindlichkeit wesensverschieden sind. Damit im Einklang steht der Ausfall der folgenden Versuche: Behandeln wir[3]) Bakterien mit narkotischen Mitteln, etwa Äther, und untersuchen wir sie auf ihre osmo-, aero- und chemotaktische Empfindlichkeit, so finden wir, daß die Grenzwerte der Konzentrationen des Ätherwassers, welche Unempfindlichkeit bewirken, nicht identisch sind. Der Grenzwert liegt bei osmotaktischen Versuchen tiefer als bei chemo- und aerotaktischen. Wir können also Bakterien so narkotisieren, daß sie zwar noch chemisch, aber nicht mehr osmotisch reizbar sind. Hieraus folgt, daß andere Eigenschaften des Protoplasmas die osmotische, andere die chemische Reizbarkeit bedingen.

1) W. Pfeffer, a. a. O.
2) Kniep, H., Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, Bd. 43, S. 215.
3) Rothert, W., Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, S. 1.

Wollen wir nun den Versuch machen, die Frage nach der Wesensverschiedenheit der Perzeptionsvorgänge ganz exakt, nämlich zahlenmäßig zu behandeln, so müssen wir etwas weiter ausholen: Falls wir *Bact. termo*, das in Wasser schwimmt, durch eine einprozentige Fleischextraktlösung chemisch zu reizen suchen, so werden wir bald eine lebhafte Ansammlung um den Mund der Kapillaren und in dieser beobachten. Falls es aber von vorneherein schon in einprozentiger Fleischextraktlösung sich bewegt, so wird die Ansammlung natürlich unterbleiben, da ja nunmehr jede Differenz, die als Reiz wirken könnte, fehlt. Untersuchen wir nun weiter, wie stark die Konzentration in der Kapillare sein muß, um Ansammlung zu bewirken, wenn die Flüssigkeit, in der die Bakterien sich vorfinden, einprozentig ist, so zeigt sich, daß innerhalb der Kapillaren mindestens eine fünfprozentige Fleischextraktlösung geboten werden muß. Das Verhältnis von Innen- zu Außenlösung, also in unserem Fall 5 : 1, nennt man die Unterschiedsschwelle. Bestimmt man nun weiter diese Unterschiedsschwelle für denselben Spaltpilz und dasselbe Reizmittel, aber für andere Konzentrationen dieses letzteren, so zeigt sich, daß sie von der Konzentration ziemlich unabhängig ist; sie wird in unserem Falle also innerhalb bestimmter Grenzen stets 5 betragen. Lassen wir unsere Bakterien z. B. in einer dreiprozentigen Lösung schwimmen, so müssen wir in die Kapillare eine mindestens 15prozentige füllen, damit Ansammlung erfolge. Es kommt also nicht auf die absolute Differenz im Gehalt inner- und außerhalb der Kapillare an, sondern auf das Verhältnis der Konzentrationen drinnen und draußen. Man nennt das Gesetz, demzufolge die Unterschiedsschwelle innerhalb gewisser Grenzen von der Konzentration des Reizmittels unabhängig ist, das Webersche Reizgesetz. Daß die Unterschiedsschwelle für jedes Versuchsobjekt und für jedes Reizmittel einen anderen Wert hat, braucht nicht betont zu werden. Bekannt ist, daß dies Reizgesetz zuerst für menschliches Empfindungsvermögen formuliert wurde, und daß seine Richtigkeit z. B. für den Geschmackssinn oder für die Gewichtsempfindlichkeit nachgewiesen werden kann. Für die pflanzlichen Reizerscheinungen wurde seine Gültigkeit zuerst [1]) bei chemotaktischen Studien nachgewiesen, sodann auch bei vielen anderen Reizerscheinungen höherer wie niedrigerer Pflanzen.

Die in der Unterordnung unter das Webersche Gesetz sich aussprechende Analogie zwischen dem „Empfindungsleben“ des Menschen und der einfachsten Pflanze ist sehr beachtenswert; dabei ist allerdings

1) W. Pfeffer, a. a. O.

nicht zu vergessen, daß man bei Versuchen mit dem Menschen Empfindungsintensitäten, d. h. psychische Prozesse, als Folge äußerer Reizungen untersucht, während wir beim Experimentieren mit Bakterien aus guten Gründen objektive Vorgänge, nämlich sichtbare Bewegungserscheinungen, durch äußere Reize zur Auslösung bringen.

Wie können wir nun die Tatsache, daß das Webersche Gesetz auch für das Reizleben der Bakterien gilt, verwerten bei der Beantwortung der Frage, die uns oben schon beschäftigte: Beruht die Empfindlichkeit eines Spaltpilzes gegenüber verschiedenen Stoffen auf einer oder auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas? Offenbar folgendermaßen: Befindet sich derselbe Stoff außerhalb wie innerhalb der Kapillare, so tritt gemäß jenem Gesetz eine abstumpfende oder sogar aufhebende Wirkung auf die Empfindlichkeit gegenüber dem Kapillareninhalt ein. Ganz dasselbe muß aber der Fall sein, wenn zwar ein in chemischer Beziehung anderer Stoff, der aber doch den gleichen Perzeptionsakt auslöst, sich außerhalb der Kapillare befindet. Bestimmen wir also für einen Stoff a den Schwellenwert, indem wir die niederste Konzentration ermitteln, welche, in die Kapillare gefüllt und den in Wasser befindlichen Bakterien geboten, Ansammlung hervorruft, und finden wir sodann, daß dessen Höhe nicht geändert wird, wenn wir die Bakterien statt in Wasser in einer Lösung, die den Stoff b enthält, schwimmen lassen, findet also keine Abstumpfung der Empfindlichkeit gegen a durch Anwesenheit von b oder umgekehrt statt, so dürfen wir daraus mit Sicherheit entnehmen, daß die Perzeption beider Stoffe a und b auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas beruht. Würden wir gegenseitige Abstumpfung finden, so wäre die Möglichkeit vorhanden, daß beide Stoffe denselben Perzeptionsakt auslösten. Was lehrt nun der Versuch? Der erste[1]) mit dieser Fragestellung angesetzte Versuch verlief folgendermaßen: Versuchsobjekt war *Bac. amylobacter*, der sowohl auf Fleischextraktlösung als auch, wie wir wissen — höchst sonderbarerweise — auf Ätherwasser von geeigneter, nicht zu hoher Konzentration positiv chemotaktisch reagiert, und es frug sich nun, ob die Empfindlichkeit gegen Äther und die gegen Fleischextraktlösung auf derselben Eigenschaft des Protoplasmas beruhe oder nicht. Da zeigte sich nun, daß die Empfindlichkeit gegen Fleischextrakt dann nicht aufgehoben wurde, wenn die Bakterien sich in Ätherlösungen (statt in Wasser) befanden, (natürlich immer vorausgesetzt, daß deren Konzentration so niedrig war, daß keine narkotische Wirkung eintrat). Hier liegen also zwei verschiedene Empfind-

1) Rothert, W., Flora, a. a. O.

lichkeiten, zwei Geschmäcker vor. Die Versuchsanordnung war hier derart, daß zuerst starke Ansammlung der in Wasser schwimmenden Amylobakterzellen um den Mund einer mit 1% Fleischextraktlösung gefüllten Kapillare beobachtet und dann festgestellt wurde, daß die Ansammlung nicht minder lebhaft und schnell erfolgte, wenn die Bakterien sich in 1,6-prozentigem Ätherwasser befanden und die Kapillare sowohl Fleischextrakt als auch Ätherwasser der angegebenen Konzentration enthielt. Später schlossen sich dann noch analoge Experimente an[1]), die zum selben Ergebnis führten, aber insofern erst ganz beweiskräftig waren, als zahlenmäßig Schwellenwerte gegen einen Stoff festgestellt wurden und ermittelt wurde, ob diese sich änderten, wenn die Bakterien sich in der Lösung eines anderen, ebenfalls positiv chemotaktisch wirkenden Stoffes befanden. Nur für den Fall mangelnder Verschiebung der Reizschwelle durch Gegenwart eines andern Stoffes wurden verschiedene Perzeptionsakte für beide angenommen. Hierzu diente wieder *Spirillum rubrum*. Dies war stark reizbar durch Kaliumchloridlösung, diese Reizbarkeit wurde aber abgestumpft dann, wenn das Spirillum sich in einer Lösung von Ammoniumchlorid statt in Wasser befand. Bei Darbietung von verschieden starken Lösungen dieser beiden Salze „empfinden" die Bakterien also nur Intensitäten, aber keine Qualitätsunterschiede. Dasselbe gilt für Kaliumsulfat und Ammoniumsulfat. Auch Lösungen dieser beiden Salze stumpfen sich in ihrer Reizwirkung gegenseitig ab. Die genannten Chloride und Sulfate aber beeinflussen sich gegenseitig nicht. Zwecks Reizung durch eines der beiden Sulfate ist es gleichgültig, ob die Spirillen sich in Wasser oder in einer Lösung eines der Chloride befinden und umgekehrt. Die Reizbarkeit durch die vier genannten Salze beruht also auf nur zwei verschiedenen „Geschmäckern", zwei verschiedene Perzeptionsakte vermitteln die Reizbarkeit durch Chloride und die durch Sulfate.

In technischer Beziehung geht man hier derart vor, daß man sich zuerst zu überzeugen sucht, ob gegenseitige Abstumpfung zweier Stoffe vorliegt oder nicht. Hat man keine Abstumpfung gefunden, so wird man behufs zahlenmäßig genauer Schwellenbestimmungen in die Kapillare außer dem einen Stoff, der die chemotaktische Ansammlung bewirken soll, auch den anderen, der in der Außenflüssigkeit, in der die Bakterien umherschwärmen, sich befindet, in gleicher Konzentration füllt. Findet gegenseitige Abstumpfung statt, so wird behufs genauer Schwellenbestimmung in die Kapillare nur der eine Stoff gefüllt, während die Außenlösung nur den anderen enthält. Man redet im ersteren Fall

1) Kniep, H., a. a. O

von Arbeiten im homogenen Medium, im anderen im inhomogenen Medium.

Zu welch komplizierten, aber auch zugleich interessanten Ergebnissen die weitere Analyse solcher Reizerscheinungen führt, zeigt sich, wenn wir noch kurz auf den Begriff der „Reizwertigkeit“[1]) eines Stoffes eingehen. Wir haben oben zwei Fälle auseinandergehalten, den einen, daß zwei Stoffe sich gegenseitig abstumpfen in ihrer Reizwirkung, und den anderen, daß dies nicht der Fall ist. Nun ist noch ein dritter Fall möglich und auch verwirklicht: daß nämlich ein Stoff die Wirkung eines anderen abstumpft, daß das aber nicht auf Gegenseitigkeit beruht. Man hat nämlich gefunden, daß Bakterien, die in Lösungen von Kalium-(oder Ammonium-)chlorid schwimmen, dadurch in ihrer Empfindlichkeit gegen Kalziumchlorid nicht geschwächt werden, daß aber umgekehrt Bakterien, die in Kalziumchloridlösungen sich befinden, in ihrer Empfindlichkeit gegen Kaliumchlorid abgestumpft erscheinen.

Die Perzeption anderer Stoffe als des Kaliumchlorids wird aber durch Kalziumchloridlösungen nicht abgeschwächt; so wirken Sulfate als ebenso gute Reizmittel, wenn die Bakterien in Kalziumchloridlösungen, als wenn sie in reinem Wasser sich befinden.

Was folgt daraus? Zuerst, daß Kalziumchlorid nicht etwa einem Narkotikum ähnlich, „allgemeine Schwächung der Reizbarkeit“ bewirkt, da es ja die Aufnahmefähigkeit des Reizes, den Sulfate bedingen, nicht hemmt. Sodann aber, daß Kalziumchlorid mehr als einen Perzeptionsvorgang auslösen muß: Der eine ist identisch mit dem, der die Reaktion gegen Kaliumchlorid zur Folge hat, denn diese wird ja durch Kalziumchlorid abgestumpft; der zweite ist derjenige, welcher ungeschwächte Reaktion auf Kalziumchlorid zur Folge hat, wenn die Bakterien in Kaliumchloridlösungen sich befinden, ein zweiter Perzeptionsakt, der seinerseits wieder verschieden sein muß von dem durch Sulfate ausgelösten. Von solchen Stoffen wie Kalziumchlorid kann man nun sagen, sie besitzen eine „doppelte Reizwertigkeit“, die Bakterien haben, ihnen gegenüber, man erlaube den Ausdruck, zwei Eisen im Feuer; wird der eine Perzeptionsvorgang etwa durch Kaliumchlorid unmöglich gemacht, so ist der andere noch ungeschwächt wirksam und bedingt chemotaktische Ansammlung gegenüber Kalziumchlorid.

Aus all den eben angeführten Experimenten und Betrachtungen geht also mit Sicherheit hervor, daß bei ein und demselben Spaltpilz nicht bloß der Perzeptionsakt für chemische, aerotaktische und osmotische Reize verschieden ist, daß vielmehr einer Spaltpilzzelle auch ver-

1) Kniep, H., a. a. O.

schiedene, chemische Reizbarkeiten, „Sinne", zukommen. Manche Stoffe, z. B. Kalium- und Ammoniumchlorid, lassen zwar dieselbe Saite im sensibeln Protoplasma anklingen, andere jedoch greifen an verschiedenen Eigenschaften der lebenden Substanz an und bewirken hier Veränderungen, die als Anfangsglied einer Reizkette fungieren und endlich zur Reaktionsbewegung führen.

Wir haben nun noch mit einigen Worten auf die sog. Stimmungsänderungen bei Bakterien zurückzukommen, Erscheinungen, die wir ja bereits mehrfach berührt haben und die darin bestehen, daß Bakterien durch bestimmte, zum großen Teil allerdings noch unbekannte Bedingungen gewisse Reizbarkeiten einbüßen, um, wie wir noch sehen werden, statt ihrer manchmal neue zu erwerben. Selbst Bakterien, die sonst trefflich für Reizversuche geeignet sind, versagen unter Umständen total. Für Purpurbakterien haben wir das schon gehört, auch *Bact. termo* ist gelegentlich für chemotaktische Versuche, ohne daß ein Grund einzusehen wäre, nicht zu brauchen; bei einem aus Erbsenaufgüssen isolierten und als *Bacillus Z* benannten Spaltpilz zeigte sich, daß die Reizschwelle gegen Ammoniumchloridlösungen, die ursprünglich bei einer Konzentration von nur 0,005% lag, sich allmählich verschob und endlich bei 0,5% sich befand. An diesen letzten Fall knüpfen sich nun Versuche an, die den Anfang darstellen für die Erkenntnis der Ursachen solcher Stimmungsänderungen. Daß hier äußere Bedingungen den Ausschlag geben, zeigte sich zunächst darin, daß diese Verschiebung der Reizschwelle nur bei Züchtung des *Bacillus Z* auf Nährgelatine, nicht aber in Erbsendekokt erfolgte, eingehende Versuche ergeben dann weiter, daß die genannte Art in ihrer Reizbarkeit von der chemischen Reaktion des Nährmediums ganz außerordentlich abhängig ist. In sauren Nährmedien reagiert sie nämlich auf Phosphate, in alkalischen auf Ammoniumsalze, während sie im ersteren Fall gegenüber stickstoffhaltigen Salzen, im letzteren gegenüber Phosphorhaltigen versagt. Hier tritt also eine sog. Umschaltung ein, die übrigens nicht allgemein verbreitet ist, denn *Spirillum rubrum* u. a. zeigen eine derartige Abhängigkeit von der Reaktion nicht. Wir können diese Erfahrung auch hier wiederum so formulieren, daß wir sagen, *Bac. Z* ist durch den Besitz von mindestens zwei chemischen Empfindlichkeiten, Sinnen, ausgezeichnet, die eine wird durch alkalische, die andere durch saure Substrate ausgeschaltet Damit stimmt auch die weitere Erfahrung, daß die Empfindlichkeit gegen Ammoniumsalze in den Kapillaren durch Anwesenheit von phosphorhaltigen Salzen in der Außenlösung nicht abgestumpft wird und vice versa. Alsbald aber erhebt sich die Frage, ob vielleicht noch eine dritte Reizbarkeit chemischer Art bei *Bac. Z* vorhanden ist, die nicht von der Reaktion

abhängt, und in der Tat zeigte sich, daß im Asparagin ein Stoff gegeben ist, der positiv chemotaktisch wirkt, sowohl in schwach sauren, wie in schwach alkalischen Medien. Asparagin löst also einen dritten Perzeptionsakt aus. Es sei noch hinzugefügt, daß die Umstimmung des *Bac. Z* bei Übertragung aus sauren in alkalische Medien sofort erfolgt: ein und dieselbe Zelle, die vorher noch in sauren Medien auf Phosphate reagierte, reagiert bei Übertragung in alkalische Medien gleich auf Ammoniumsalze. Die entgegengesetzte Umschaltung geht weitaus langsamer vor sich, erfolgt im Verlauf einiger Stunden, während derer viele Zellteilungen erfolgen können. —

Hat man nun versucht, wie wir das eben getan haben, sich einen Überblick zu verschaffen über die Sensibilität der Bakterien, so ist es von großem Reiz, eine Parallele zu ziehen zwischen diesen und den Reizerscheinungen beim Menschen.[1]) Zunächst könnte man die Frage aufwerfen, ob Menschen oder Bakterien empfindlicher seien, und wenn diese Frage in dieser ganz allgemeinen Fassung nicht beantwortet werden kann, so hat es doch Interesse, einige speziellere Fragen der Art zu beantworten. In vielen Fällen sind Bakterien zweifellos empfindlicher. Ein Kulturmensch kann z. B. eine 0,3prozentige Salzlösung nicht mehr schmecken, während Bakterien noch den Reiz aufnehmen, der von einer 0,001 prozentigen Salzlösung ausgeht, und dabei wissen wir nicht, ob nicht vielleicht noch stärker verdünnte Lösungen eine Perzeption im Bakterienprotoplasma zur Folge haben, aber nicht mehr zu einer sichtbaren Reaktion führen, uns deshalb unbekannt bleiben. Was andererseits verdünnte Säuren angeht, so ist diesen gegenüber auch der Geschmackssinn des Menschen sehr empfindlich, so daß er hierin wohl den Spaltpilzen nicht nachsteht. Und wenn wir nach der Differenzierung der Sinne, z. B. des Geschmackssinnes, fragen, so dürfen wir, wenigstens auf Grund der bis jetzt vorliegenden Erfahrungen an Bakterien sagen, daß die Menschen den Bakterien wohl überlegen sind, d. h. mehr chemische Sinne haben als diese. Der Mensch kann z. B. die Chloride des Kaliums und Ammoniums am Geschmack unterscheiden, während die bisher daraufhin geprüften Bakterien diese beiden Salze nur der Intensität nach, nicht der Qualität nach unterscheiden.

Sehr beachtenswert sind dann noch die folgenden Analogien, die sich finden zwischen den Reizerscheinungen der Bakterien und des Menschen.

Sahen wir z. B., daß salpetersaure Salze die Empfindlichkeit der Bakterien für einige, aber nicht für alle andere Stoffe ausschalten, so

1) Kniep, H., a. a. O.

ist für den Menschen bekannt, daß bestimmte Stoffe den Sinn für bitter und süß, nicht aber für sauer ausschalten. Ferner bewirkt allzu hohe oder zu tiefe Temperatur, daß wir sauer nicht mehr empfinden, andere Geschmäcker aber noch beibehalten. Kokainlösungen schalten in nicht zu hoher Konzentration zuerst den Sinn für bitter aus, die anderen Geschmacksempfindungen aber erst in stärkerer Konzentration. Wasser schmeckt süß, wenn wir den Mund vorher mit chlorsaurem Kalium ausgespült haben; hierin liegt ein Analogon dazu vor, daß Bac. Z erst nach Kultur in Säuren den Geschmack an Phosphaten gewinnt.

Verbreiten wir uns noch über die biologische Bedeutung der Reizbarkeit für die Bakterien!

Wenn wir als „zweckmäßig“ solche Reaktionen bezeichnen, die bei normalem Verlauf der Dinge, d. h. mit einem großen Grad von Wahrscheinlichkeit geeignet sind, die Art im Kampfe ums Dasein zu fördern oder zu erhalten, — und einen anderen Sinn wird der Naturforscher dem Worte zweckmäßig niemals unterschieben —, so dürfen wir sagen, daß ein großer Teil der auf den vorigen Seiten geschilderten Reaktionen zweckmäßig ist, also erhaltungsmäßigen Charakter besitzt. Die Ansammlung um Nahrungsbrocken, die osmotische Reizbarkeit usf. redet eine so deutliche Sprache, daß es überflüssig ist, das breiter auszuführen. Daneben gibt es aber auch viele Reizerscheinungen, deren Bedeutung für den Organismus wir nicht einsehen können, die uns vielmehr zwecklos, sogar zweckwidrig erscheinen; hierher die Ansammlung um nicht nährende Stoffe, oder die positiv chemotaktische Reizwirkung des Äthers, die wir beim *Bac. amylobacter* beobachtet haben. Wenn nun auf Grund solcher Befunde manche Forscher es überhaupt für absurd halten, die Zweckmäßigkeit der Reizbewegungen zu diskutieren, so müßten sie auch die Bewegungserscheinungen des menschlichen Körpers, die dem Nahrungserwerb und der Verdauung dienen, dieses Charakters entkleiden angesichts der Tatsache, daß sie Menschen nur allzuhäufig dem Alkoholgenuß fröhnen sehen.

Auch im Verhalten gegen Gifte finden wir erhaltungsmäßige Reaktionen sowohl als andere. Daß Bakterien stets den Alkohol fliehen, ist zweifellos ein empfehlenswertes Verhalten, unzweckmäßig aber ist es, daß, wie sich gezeigt hat, sie sich durch Fleischextrakt anlocken lassen, welcher mit Sublimat versetzt ist. Dieser interessante Befund führt uns zur Frage, wie wohl im Lauf der Zeiten die Reizbarkeit entstanden sein mag, und da dürfen wir sagen, daß das in steter Wechselwirkung mit den natürlichen Standortsbedingungen erfolgt sein muß. Daher rührt es offenbar, daß Bakterien den Alkohol meiden, dessen schädliche Wirkung ihnen sonst an vielen ihrer natürlichen Standorte verhängnisvoll

werden könnte, während sie das Sublimat, das in natura kennen zu lernen sie wohl nie Gelegenheit haben, nicht als schädlich empfinden. Deutet dies darauf hin, daß die Bakterien ihre Sinne erworben haben, daß die Sensibilität ein Anpassungsmerkmal an die Verhältnisse in der Natur ist, so scheinen einige Reizerscheinungen allerdings nicht eben dafür zu sprechen. So die Erscheinung, die wir noch nicht erwähnten, daß die Bakterien gegen die Salze des Rubidiums und Cäsiums positiv chemotaktisch reagieren, obwohl sie draußen diese seltenen Stoffe kaum antreffen. Hier dürfte vielleicht die Erklärung darin zu suchen sein, daß die genannten Salze denen des Kaliums so sehr ähnlich sind, daß sie denselben Perzeptionsakt auslösen wie diese. Die Bakterien verwechseln diese Salze miteinander, ebenso wie sie Kalium und Ammoniumchlorid verwechseln. Experimentelle Bearbeitung dieser Frage steht noch aus. Größere Schwierigkeiten macht es schon, die positiv chemotaktische Reizbarkeit durch Äther als Folge einer Anpassung zu erklären. Möglich wäre immerhin, daß Äther denselben Perzeptionsakt auszulösen vermag wie andere in der Natur verbreitete Stoffe, oder aber, daß er Vorgänge zur Folge hat, wie sie an irgendwelchen Stellen normaler Reizketten sich vorfinden, und auf diese Weise Reaktionsbewegungen auslöst. Darüber muß zukünftige Forschung belehren.

Noch ein kurzes Schlußwort über die Reizbarkeit, zumal die chemotaktische, von solchen niederen Tieren, die uns als Bakterienfeinde, Bakterienfresser schon begegnet sind, z. B. den Ziliaten. Diese zeigen nicht die Reizbarkeit durch so viele organische und mineralische Stoffe, wie sie uns so schön bei den Bakterien entgegentrat; das hängt eben damit zusammen, daß sie bei ihrer Ernährung weniger auf lösliche Stoffe angewiesen sind als die Bakterien. Dagegen werden sie chemotaktisch gereizt durch Sauerstoff, ferner durch schwache Säuren, z. B. Kohlensäure, was zur Folge hat, daß sie durch die Atmungskohlensäure der Bakterien gefangen werden und so sich in der Nähe ihrer Opfer ansammeln. Solche Ansammlungen von Ziliaten um Bakterienzooglöen kann man tatsächlich aufs deutlichste beobachten. Wenn wir Bakterien in Bedingungen bringen, unter denen die Atmung, d. h. die Kohlensäureausscheidung, möglichst kräftig stattfindet, unter Bedingungen also, die der Physiologie als optimale Bedingungen für die Atmung bezeichnen müßte, so ist dies Optimum somit in natura, d. h. für die Erhaltung der Art am Standort oft geradezu ein Pessimum[1]), da dann die Bakterien am leichtesten ihren Feinden zum Opfer fallen. Also wiederum ein

1) Rothert, W., Flora 1901, Bd. 88, S. 371.

Zeichen, daß physiologisches und biologisches Optimum zwei ganz verschiedene Dinge sind. Noch ein weiteres lehrt uns die Betrachtung der Reizbarkeit der Bakterienfresser. Es braucht keineswegs immer derselbe Stoff zu sein, welcher chemotaktisch wirkt und welcher für die betr. Wesen als Nährstoff von Bedeutung ist; hier wirkt z. B. der eine Stoff, die Kohlensäure, chemotaktisch, und auf die anderen Stoffe, hier die Baustoffe der Bakterienzelle, ist es abgesehen.[1])

Vielleicht erklärt sich damit auch, wie wir als Ergänzung zu den vorherigen Ausführungen noch nachtragen können, die so häufige chemotaktische Reizwirkung nichtnährender Stoffe auf Bakterien.[2]) Damit nämlich, daß es sich um solche Stoffe handeln könnte, die an natürlichen Standorten fast immer mit Nährstoffen vergesellschaftet vorkommen, vielleicht in größerer Menge als diese. Unter allen Umständen müssen solche Erwägungen angestellt werden, ehe man sich dazu entschließt, die Reizbarkeit durch Nichtnährstoffe zu schlechthin unzweckmäßigen Reaktionen zu stempeln.

1) Über Chemotaxis der Myxomycetenschwärmer (S. 302) vgl. Kusano, S., Journ. Coll. of Agric. Tokyo, 1909, Bd 2, S. 1.

2) Goebel, K. E., Festrede, K. b. Ak. d. Wiss., München 1898, S. 15.

Kapitel XII.

Einleitung in den Stoffwechsel der Bakterien. Assimilation der Nährsalze.

Wir treten nunmehr in den folgenden Abschnitten der Aufgabe näher, unsere Kenntnisse von der Ernährungslehre der Bakterien zu erweitern und zu vertiefen, nachdem wir dieselben bisher nur in ganz allgemeinen Zügen behandelt haben.

Ernährung wird, wie wir schon hörten, auch als Stoffwechsel bezeichnet, und zwar deshalb, weil sie eine dauernde Umbildung von Stoffen darstellt; nämlich einmal die Umbildung der Nährstoffe oder solcher Stoffe, welche die Zelle aus den Nährstoffen gebildet und als Reservematerial aufgestapelt hatte, in Bausteine der lebenden Zelle; hierbei handelt es sich, wenigstens im großen und ganzen, um die Bildung komplizierterer Stoffe aus einfacheren. Hand in Hand damit verläuft aber stets auch ein entgegengesetzt gerichteter Prozeß, nämlich Umwandlung komplizierterer Stoffe in einfachere, sei es durch Spaltungsprozesse, sei es durch Oxydationsvorgänge (Verbrennungen). Diese beiden miteinander verbundenen Stoffwechselvorgänge bezeichnet man als Assimilation einer-, als Dissimilation andrerseits. Und die Bedeutung dieser beiden Prozesse wird uns klar, wenn wir sie nicht nur von der chemischen, sondern auch von der „energetischen" Seite betrachten. Bei vielen chemischen Vorgängen wird entweder Energie verbraucht oder entbunden, Energie, die wir z. B. als Wärme messen können. Prozesse, bei denen Wärme entbunden wird, werden als exothermische, solche, bei denen Wärme verbraucht wird, als endothermische bezeichnet. Die Assimilation nun stellt als Ganzes betrachtet einen endothermischen, Kraft erheischenden oder bindenden Prozeß vor. Um solche Assimilation unterhalten zu können, d. h. um wachsen und sich vermehren zu können, überhaupt für alle Arbeitsleistungen, bedürfen die Bakterien also einer Quelle, die ihnen die nötige Kraft dazu liefert, und diese Quelle erbohren sie sich selbst, indem sie dissimilieren, d. h. exothermische, kraftliefernde Prozesse unterhalten oder beschleunigen. Das alles hatten wir im wesentlichen bereits in den einleitenden Ausführungen gehört.

Es ist nun ganz klar, daß wir, um einen vollständigen Überblick über die Assimilation zu haben, „jedes einzelne Nährstoffteilchen auf seinen Wegen vom Eintritt in die Zelle bis zu seiner Festlegung in irgendwelcher Form verfolgen müßten"; so würden wir nicht nur über die Nährstoffe, sondern auch über die Baustoffe der Zelle sowie über alle Zwischenstadien, die sie durchlaufen, vollständig orientiert werden. Dieser Forderung steht aber unsere äußerst mangelhafte Kenntnis dieser Dinge im Wege, die bewirkt, daß wir nicht allzuviel Sicheres über die Bausteine der Bakterienzelle wissen, sehr wenig auch über die allmähliche Umwandlung der Nährstoffe in jene; verhältnismäßig noch am befriedigendsten gestaltet sich unser heutiges Wissen von den Nährstoffen, die wir den Bakterien bieten müssen, und von den verschiedenen Ansprüchen, die die verschiedenen Arten in dieser Hinsicht stellen. Und nicht viel anders steht es mit der Dissimilation. Hier muß man sich vielfach darauf beschränken, die Endprodukte in qualitativer und quantitativer Hinsicht möglichst genau zu beschreiben, während unsere Kenntnisse von dem näheren Verlauf der Dissimilation noch recht kümmerliche zu nennen sind.

Um nun zunächst auf Grund der Stoffwechselerscheinungen u. zw. in erster Linie des Nährstoffbedürfnisses, eine Einteilung der Bakterien zu gewinnen, müssen wir vor allem den Begriff „Nährstoffe" zu definieren suchen. Da ist zu betonen, daß von vielen Forschern, zumal solchen, die wesentlich die Ernährung der ausgewachsenen Zellen bzw. Organismen vor Augen haben, als Nährstoffe ausschließlich solche bezeichnet werden, welche Energie liefern können, Stoffe, die, wie man sagt, freie Energie besitzen, d. h. einen chemischen Energieinhalt, der durch Spaltung oder Oxydation in Freiheit gesetzt und dem Organismus dienstbar gemacht werden kann. Wir aber wollen hier den Begriff Nährstoff wesentlich weiter fassen und darunter alle die Stoffe begreifen, die den wachsenden Zellen, denn um solche handelt es sich ja stets in gut gedeihenden Bakterienkulturen, zur Verfügung stehen müssen, damit sie sich vermehren können. Nährstoffe sind dann z. T. solche, die wesentlich durch ihren Energieinhalt von Bedeutung sind, z. T. aber auch solche, die keinen chemischen Energieinhalt aufweisen, so z. B das Wasser, bestimmte Nährsalze, wie Salpeter, schwefelsaure Salze usw.

Zur Fortführung dieser Betrachtungen knüpfen wir nun am besten an die chemische Zusammensetzung der Bakterienzelle an. Das Allerwesentlichste darüber haben wir schon früher kennen gelernt und uns über die Qualität der Eiweißkörper des Protoplasmas, der Zellhautsubstanzen, der Reservestoffe schon orientiert. Nun aber gilt es zunächst in Gedanken eine sog. Elementaranalyse auszuführen, die uns darüber

unterrichten wird, welche chemischen Grundstoffe oder Elemente in den Bakterienzellen jederzeit anzutreffen sind. Um uns zu diesem Behuf das nötige Material zu verschaffen, würden wir Reinkulturen verschiedener Bakterienarten züchten, am besten zunächst auf recht natürlichen Nährböden; statt vieler anderer nennen wir nur Kartoffelscheiben, wenn wir die betreffende Art von pflanzlichen Teilen isoliert haben, Fleischwasseragar, wenn es fäulniserregende Formen aus tierischen Leichen sind, dann die Bakterienmassen möglichst sauber von den Nährböden abkratzen und nach den Regeln der chemischen Kunst weiter verarbeiten. Zunächst würden wir den Wassergehalt feststellen und finden, daß etwa 85 % Wasser, um nur einen Durchschnittswert zu nennen, mit 15 % Trockensubstanz vereint sind. Analysieren wir dann die Trockensubstanz weiter, so finden wir zuerst, daß jederzeit organische neben mineralischen Stoffen vorhanden sind, welch letztere also beim Veraschen als unverbrennlicher Rest zurückbleiben. Die Asche würde unter normalen Bedingungen etwa 15 % der Trockensubstanz betragen. Untersuchen wir nunmehr endlich, welche chemischen Elemente die Bakterienmasse zusammensetzen, so ergibt der Wassergehalt zunächst schon Wasserstoff und Sauerstoff. Die Trockensubstanz würde zum größten Teil aus Kohlenstoff bestehen, ferner würden nie fehlen Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Kalium, Magnesium, Kalzium, Natrium, Eisen, Chlor, Aluminium, Silizium und wohl noch einige andere Grundstoffe, die wir nicht aufzuzählen brauchen.

Besonders beachtenswert ist, daß die Höhe des Wassergehaltes, das Verhältnis der organischen zu den Mineralstoffen, ferner das Verhältnis der einzelnen Grundstoffe zueinander, je nach dem Nährboden, nach dem Entwicklungsstadium mehr oder minder schwanken kann; daß ferner — das braucht allerdings kaum betont zu werden — verschiedene Arten selbst dann, wenn sie auf ganz gleichen Böden gezüchtet wurden, sich in ihrer Zusammensetzung unterscheiden. Jede Art hat ihr „Wahlvermögen“; die eine nimmt viel Aschensalze auf, die andere wenig, die eine nimmt dies, die andere jenes Element in bevorzugtem Maße auf usw.; die chemische Zusammensetzung könnte m. a. W. häufig ein brauchbares Hilfsmerkmal zur Unterscheidung von Arten sein, wird aber deshalb wenig gebraucht, weil sie oft schwer ohne allzu große Arbeit festzustellen ist.

Alsbald aber erhebt sich für den Ernährungsphysiologen die Frage, ob die Bakterienzelle nur solche Stoffe von außen aufnimmt, die sie wirklich notwendigerweise für ihr Wachstum braucht oder auch andere, und die Wissenschaft hat für Bakterien diese Frage ganz ebenso beantwortet wie für alle andern Wesen, nämlich mit nein. Auch unnötige

Stoffe, die dargeboten werden, gelangen in die Zelle, oft allerdings nur in verhältnismäßig geringer Menge; ferner gibt es sog. nützliche Stoffe, die zwar nicht unentbehrlich sind, aber doch für die Entwicklung förderlich sam. Wollen wir nun ermitteln, welches die unentbehrlichen Grundstoffe sind — und dies ist offenbar eine Grundfrage der Ernährungsphysiologie —, so müssen wir etwas anders vorgehen als bisher; nämlich unsere Bakterien nicht auf natürlichen Substraten, die meist eine sehr komplizierte, nur teilweise bekannte Zusammensetzung haben, züchten, sondern auf Nährböden, die wir uns künstlich herstellen, indem wir gut definierte, chemisch reine Stoffe in reinem destilliertem Wasser lösen und diese Nährlösungen mit unsern Bakterien beimpfen. Manchmal dürfte es sich empfehlen, in derartige Nährlösungen unlösliche Partikelchen, Platinkügelchen, Bergkristallpulver hineinzuschütten, bis sie eben bedeckt sind, um etwas natürlichere Bedingungen zu schaffen. Tritt Wachstum ein, so ersehen wir daraus, daß die betreffende Nährlösung alle notwendigen Grundstoffe enthält, und indem wir versuchsweise bald den einen bald den andern Grundstoff eliminieren, ermitteln wir endlich, welche Stoffe unbedingt geboten werden müssen. Aus solchen Versuchen hat sich nun ergeben, daß für alle Bakterien, die man bisher in genau bekannten Nährlösungen hat züchten können, folgende Grundstoffe ganz unerläßlich sind: Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Kalium, Magnesium. Die andern Stoffe, die wir in Bakterien nachweisen konnten, die auf natürlichen Substraten erwachsen waren, also z. B. Natrium, Kalzium usw., sind entbehrlich, im besten Fall nützlich.

Die Frage liegt äußerst nahe, ob nicht auch innerhalb des Reiches der Bakterien Unterschiede bestehen mit Rücksicht auf den Bedarf an chemischen Grundstoffen; wir können diese Frage dahin beantworten, daß es trotz aller sonstigen Verschiedenheiten bisher nicht gelungen ist, sichere Unterschiede in dieser Beziehung festzustellen, wenn wir von vereinzelten, mehr untergeordneten, nachher noch zu behandelnden Fällen absehen. Sonst läge es natürlich sehr nahe, auf Grund solcher Unterschiede die Bakterien in ernährungs-physiologisch unterschiedene Gruppen einzuordnen, so aber müssen wir nach andern chemisch-physiologischen Einteilungsprinzipien uns umsehen. Welche das sind, wird uns sofort klar, sobald wir daran denken, daß jene Grundstoffe zum größeren Teil nicht als solche, nicht als chemische Elemente, nicht im „freien“ Zustand, sondern vielmehr in Form geeigneter chemischer Verbindungen aufgenommen werden und zur Nahrung dienen. Auf Grund der Verbindungsform, in welcher die unentbehrlichen Nährelemente in die Bakterienzelle eingehen, können wir somit die Bakterien vom Stand-

punkt des Ernährungsphysiologen gliedern, und es wird, bevor wir uns auf die Besprechung der einzelnen Nährstoffe einlassen, jetzt unsere Aufgabe sein, diese Gliederung behufs besserer Übersicht in großen Zügen durchzuführen.

Fragen wir zuerst nach den Verbindungen, in welchen Kalium, Magnesium, Phosphor und Schwefel geboten werden müssen, so gilt bezüglich dieser vier Stoffe, daß sie von allen Bakterien, soweit bis jetzt bekannt, in Form von Mineralsalzen assimiliert werden können und auch wohl meist assimiliert werden, z. B. als phosphorsaures Kalium und schwefelsaures Magnesium; möglich wäre, daß bestimmte Formen ihren Bedarf an Schwefel oder Phosphor nur aus organischen Schwefel- bzw. Phosphorverbindungen decken könnten, doch ist, wie nachher noch gezeigt werden soll, nichts darüber bekannt; jedenfalls eignen sich die genannten vier Elemente nicht dazu, daß man die Bakterien auf Grund verschiedenen Verhaltens ihren Verbindungen gegenüber in ernährungsphysiologische Gruppen einteilen könnte. Wir kommen zum Wasserstoff. Dieser wird von allen Spaltpilzen einmal mit dem Wasser aufgenommen, sodann auch mit vielen mineralischen oder organischen Stoffen. Nur von einem verschwindenden Bruchteil von Spaltpilzen wird freier, gasförmiger Wasserstoff in den Stoffwechsel gezogen. Es folgt der Sauerstoff. Auch dies Element wird von allen Wesen in gebundener Form mit dem Wasser aufgenommen, ferner mit den allermeisten andern Nährstoffen, seien sie nun organischer oder anorganischer Natur, ebenfalls in gebundener Form. Im Gegensatz zu den meisten andern Nährelementen spielt aber auch freier Sauerstoff eine gewaltige Rolle, so gewaltig, daß wir uns veranlaßt sahen, diese Rolle schon früher in einem besonderen Abschnitt eingehend zu würdigen. Es genügt hier, auf diese Ausführungen zurückzuverweisen (Kap. IX). Bleiben noch Stickstoff und Kohlenstoff, und gerade bei diesen beiden Stoffen spielt die Verbindungsform eine so durchschlagende Rolle, daß wir etwas länger dabei verweilen müssen. In der Verschiedenheit der Ansprüche an die Kohlenstoff- sowie an die Stickstoffquelle liegt, abgesehen von der verschiedenartigen Anpassung an freien Sauerstoff, der wesentlichste Unterschied in der Bedeutung der verschiedenen Bakterienarten für den Haushalt der Natur begründet. — Auf Grund des verschiedenartigen ernährungsphysiologischen Verhaltens gegenüber diesen beiden Elementen teilt man daher die Bakterien mit Vorliebe in Gruppen ein, wie das im folgenden nun auch geschehen soll.

Beginnen wir mit den Kohlenstoffquellen!

Wie wir schon wissen, bedarf die übergroße Mehrzahl der Bakterien des Kohlenstoffes in organischer Bindung. Wir nennen sie „hetero-

troph", da diese organischen Kohlenstoffverbindungen von andern (ἕτεροι) Wesen, in letzter Linie den grünen Pflanzen ihnen bereitet werden. Wir können unter den heterotrophen Bakterien wiederum zwischen saprotrophen (saprophytischen) und paratrophen (parasitischen) unterscheiden. Die ersteren leben von toten organischen Massen, die letzteren greifen lebende Zellen oder Organismen an. Eine strenge physiologische Scheidung zwischen Saprotrophie und Paratrophie ist übrigens unmöglich; das liegt daran, daß wir lebende und tote Materie überhaupt nicht scharf auf Grund ihrer chemischen Zusammensetzung unterscheiden können.

Neben den heterotrophen haben wir die „autotrophen" Bakterien, die den Kohlenstoff aus anorganischen Verbindungen assimilieren. Hier kommen hauptsächlich Kohlensäurezehrer in Betracht, die somit dieselbe Kohlenstoffquelle benutzen wie die grünen Pflanzen. Vereinzelte autotrophe Bakterienarten sollen auch vom Kohlenoxyd leben.

Über Beziehungen des Bakterienlebens zum elementaren Kohlenstoff — man würde hier von Kohlenstoff-Prototrophie reden — ist nichts bekannt; zwar ist erwiesen, daß amorphe Kohle (Stein- und Holzkohle, Ruß) durch Bakterien bei Luftzutritt oxydiert sind, falls die obwaltenden Bedingungen, Feuchtigkeit, Temperatur usw., dem Bakterienleben förderlich sind. Doch ist „Kohle" kein Kohlenstoff, sondern eine Verbindung von Kohlenstoff mit Sauerstoff, Wasserstoff, auch Stickstoff. Übrigens ist die Oxydation der Kohle noch genauer zu untersuchen.[1]) Soweit der Kohlenstoff.

In durchaus gleicher Weise können wir die Bakterien mit Bezug auf ihren Stickstoffbedarf in autotrophe, heterotrophe und prototrophe unterscheiden.

Die Mehrzahl der Bakterien kann zur Deckung ihres Stickstoffbedarfs nur gebundenen Stickstoff verwerten, und sehr viele unter ihnen lieben besonders organische Stickstoffverbindungen, d. h. Eiweißkörper und verwandte Stoffe, ferner Aminosäuren, d. h. Spaltungsprodukte der ersteren, und viele andere mehr. Diese Spaltpilze wären also stickstoff-heterotroph. Daraus, daß organische Stickstoffverbindungen gleichzeitig auch kohlenstoffhaltig sind, folgt schon ohne weiteres, daß die stickstoff-heterotrophen Spaltpilze gleichfalls mit Bezug auf den Kohlenstoff heterotroph sind, zum mindesten einen Teil ihres Kohlenstoffbedarfs aus organischer Bindung an sich reißen. Daneben gibt es eine kleinere, aber doch noch sehr stattliche Schar, die anorganische Stickstoffverbindungen aufnimmt und assimiliert, d. h. also Ammonium-

1) Potter. M. C., B. C. II, 1908, Bd. 21, S. 647.

salze, salpetrigsaure und salpetersaure Salze. Sie leben stickstoff-autotroph. Es folgt dann noch eine kleine, aber besonders interessante Gesellschaft, welche den gasförmigen Stickstoff der Luft benutzen kann, um ihre stickstoffhaltigen Körperstoffe zu formieren. Sie sind stickstoff-prototroph (Kap. XIII).

In allen diesen Fällen müssen wir nun offenbar, um den Nahrungsbedarf genau zu charakterisieren, noch hinzufügen, ob die betreffende Bindungsform des Kohlenstoffs und Stickstoffs die einzige ist, welche der jeweiligen Bakterienart zugänglich ist, oder ob auch andere den Bedarf decken können; dies geschieht, indem wir die Worte „fakultativ" oder „obligat" verwenden. Wir werden Spaltpilze kennen lernen, welche den Kohlenstoff nur aus anorganischer Bindung (Kohlensäure) assimilieren können — richtiger gesagt, welche in der Natur stets von Kohlensäure leben dürften, und die im Laboratorium mit andern Kohlenstoffverbindungen zu züchten bis jetzt nicht gelungen ist; sie sind „obligat kohlenstoff-autotroph". Da die fraglichen Formen auch den Stickstoff nur in Form von anorganischen Salzen verwerten können, sind sie ebenfalls obligat-stickstoff-autotroph. Andere Formen sind fakultativ kohlenstoff- oder stickstoff-autotroph, d. h. können sowohl organische wie anorganische Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen verwerten. Um noch ein Beispiel zu nennen: Sämtliche Bakterien, die man bis jetzt als stickstoff-prototroph kennen gelernt hat (die also freien Stickstoff verarbeiten können), vermögen auch von Stickstoffverbindungen sich zu ernähren. Mit andern Worten: Obligat-stickstoff-prototrophe Spaltpilze sind bislang nicht gefunden worden.

* * *

Nach dieser allgemeinen Orientierung wenden wir uns nun zur eingehenden Behandlung der einzelnen Grundstoffe, die für die Ernährung nötig sind, und wollen beginnen mit denjenigen, welche gemeiniglich in Form von Mineralsalzen, den sog. Nährsalzen, gegeben werden, wobei wir allerdings die Besprechung der stickstoffhaltigen Nährsalze auf später verschieben. Es handelt sich also zunächst, wie schon erwähnt, um phosphor- und schwefel-, kalium- und magnesiumhaltige Salze. Züchten wir unsere Bakterien auf natürlichen Nährböden, Kartoffelscheiben, Möhrenscheiben, auf Heudekokt, Erbsendekokt, Fleisch- oder ähnlichen Nährsubstraten, so sind die eben genannten Nährsalze immer in diesen vorhanden, brauchen also nicht besonders hinzugefügt zu werden, da ja auch die höheren Pflanzen oder Tiere ohne diese Nährsalze nicht wachsen können und sie reichlich in ihren

Zellen aufgestapelt enthalten. Stellen wir aber künstliche Nährlösungen her, so fügen wir als Salze hinzu: phosphorsaures Kalium und schwefelsaures Magnesium; sehr geringe Mengen genügen, z. B. von jedem etwa 0,1—0,05 g in 100 ccm Lösung. Meist gibt man das Phosphat in größerer Menge als das Sulfat, da die Bakterien laut Aschenanalyse von dem ersteren mehr enthalten. Doch schadet es auch nichts, wenn man von beiden Salzen gleiche Mengen gibt, da, wie oben gesagt, die Zelle das Vermögen hat, von einem Salz, das sie in größerer Menge benötigt, auch mehr aufzunehmen als von einem andern, von dem sie weniger bedarf, selbst wenn dies letztere in gleicher oder sogar größerer Menge von außen geboten wird als jenes. Zu beachten ist, daß für sehr viele Spaltpilze schwach alkalische Reaktion günstiger ist als saure Reaktion; man wird also alkalisch reagierende Phosphate verwenden, oder die Lösung mit Natronlauge, Zusatz von Alkalikarbonaten usw., alkalisch machen. Handelt es sich um Kultur auf Kartoffelscheiben oder andern pflanzlichen Teilen, so wird man gleichfalls daran denken müssen, daß die Zellsäfte höherer Pflanzen schwach sauer reagieren, und wird darum durch Beigabe von kohlensaurem Kalk oder andern geeigneten Stoffen die Säure abstumpfen.

Wenden wir uns nun den einzelnen Stoffen zu, zunächst dem **Phosphor.** Daß dieser nötig ist, können wir leicht mit der chemischen Erkenntnis in Einklang bringen, der zufolge bestimmte organische Stoffe, die keiner Zelle fehlen, phosphorhaltig sind. So vor allem die uns schon bekannten Nukleoproteide, die bis zu 3 % Phosphor enthalten können. Außerdem gibt es noch andere minder wichtige phosphorhaltige Eiweißkörper, die vielleicht auch in Bakterien vorkommen; daß man ferner den bis heute nur mikroskopisch und mikrochemisch leidlich genau definierten Reservestoff Volutin ebenfalls für einen phosphorhaltigen Körper betrachtet, haben wir oben (S. 129) schon eingehend erörtert.

Zu erinnern ist endlich daran, daß sehr verbreitete phosphorhaltige organische Stoffe, die der Chemiker als Phosphatide benennt (Lezithine u. a.), ebenfalls bei Bakterien nachgewiesen wurden. Alle diese organischen phosphorhaltigen Stoffe und noch viele andere, die man z. T. noch nicht kennt, vermag also die Bakterienzelle aus den anorganischen phosphorsauren Salzen aufzubauen. Man hat sich vorzustellen, daß diese zuerst in den Zellsaft gelangen und bei reichlicher Phosphatzufuhr zunächst in demselben gespeichert, sonst aber sofort in organische Bindung gezwungen werden; ob ein konstantes Verhältnis zwischen organischen und anorganischen Phosphorverbindungen in der Bakterienzelle nachweisbar ist — was für andere Pflanzen zutrifft —

wäre noch zu untersuchen. Nach dem Tod der Bakterienzelle zerfallen diese Stoffe unter Bildung von Phosphorsäure, die alsdann, durch Basen, Kalk, Kali usw. gesättigt, in den Boden gelangt, um von andern Bakterien oder andern Pflanzen aufgenommen und assimiliert zu werden. Das ist in aller Kürze der Kreislauf des Phosphors in der organischen Welt. Ob bei Fäulnisprozessen auch das an der Luft entzündliche Gas Phosphorwasserstoff entsteht, auf welches man versucht hat das Phänomen der „Irrlichter" zurückzuführen, ist zweifelhaft.[1])

Die Phosphate, die wir somit als unerläßliche Nährsalze der Bakterien kennen gelernt haben, bezeichnet der Chemiker genauer als Salze der Orthophosphorsäure. Daneben gibt es noch andere phosphorhaltige Mineralsalze, so die Pyrophosphate u. a. m., die, soweit bekannt, ebenfalls als Phosphorquelle dienen können. Wichtiger ist noch die Frage, ob auch organische phosphorhaltige Stoffe diesen Zweck erfüllen können, ob also Bakterien auch mit Bezug auf Phosphor heterotroph sind. Diese Frage ist noch nicht ausreichend untersucht. Doch dürfte kein Zweifel sein, daß z. B. Lezithine, die ja z. B. von *Bact. prodigiosum* in Glyzerinphosphorsäure, Cholin und Fettsäuren gespalten werden, für viele Bakterien eine treffliche Phosphorquelle darstellen. Auch Phytin, eine organische, in Pflanzensamen häufige Phosphorverbindung, wäre zu prüfen. Vielleicht ist das üppige Wachstum vieler Spaltpilze auf natürlichen Nährböden z. T. darauf zurückzuführen, daß hier Lezithine und ähnliche phosphorliefernde organische Stoffe ihnen zur Verfügung stehen.

Verwendet man Nährlösungen, die keinerlei phosphorhaltige Stoffe enthalten, so findet kein Wachstum statt; sie bleiben nach der Impfung dauernd klar, um sich erst dann infolge Bakterienentwicklung zu trüben, wenn man nachträglich eine geringe Spur eines Phosphates zufügt. Bei bestimmten farbstoffbildenden Spaltpilzen hat man[2]) gefunden, daß in phosphorarmen Lösungen in erster Linie die Farbstoffbildung beeinträchtigt wird. Hier liegt also wiederum ein Spezialfall für die so häufige Erscheinung vor, daß bestimmte Partialfunktionen in ungleicher Weise durch äußere Faktoren, hier Entzug eines Nährstoffes, beeinflußt werden. Es läge nahe, analoge Untersuchungen über die Abhängigkeit der Sporenbildung oder ähnlicher Gestaltungserscheinungen von der Zufuhr der Phosphate anstellen; doch liegen darüber noch keine Erfahrungen vor.

Wir kommen zur Behandlung des **Schwefels**. Daß dieser in den Nährstoffen mit geboten werden muß, wundert uns keineswegs, da ja

1) Lit. bei Lafar, Bd. 3, S. 108. Vgl. auch Kulka, W., B. C. I, Or. 1911, Bd. 61, S. 336.

2) Lit. z. B. bei Benecke, W., Bot. Ztg. 1907, Bd. 65, S. 1.

die Eiweißkörper schwefelhaltig sind und bis zu $1^1/_2\,\%$ von diesem Grundstoff enthalten können; auch andere schwefelhaltige organische Stoffe, Spaltungsprodukte von Eiweißkörpern, sind bekannt, z. B. das Zystin, ein außerordentlich weit verbreitetes Spaltungsprodukt von Eiweißkörpern, und möglicherweise auch in der Bakterienzelle enthalten. Zur Formierung solcher Stoffe verwendet das Bakterienprotoplasma wie erwähnt schwefelsaure Salze, also Schwefel in vollkommen oxydierter Bindung, und um daraus organische Schwefelverbindungen herzustellen, bedarf es einer Reduktion derselben, eines Vorganges, der wie die meisten assimilatorischen Prozesse Energie erheischt. Statt der schwefelsauren Salze können übrigens auch andere schwefelhaltige Mineralsalze als „Schwefelquelle" dienen, so die schwefligsauren Salze, die unterschwefligsauren Salze u. a. m. Ferner organische Schwefelverbindungen können zweifellos diesem Zweck dienstbar gemacht werden; soweit solche Stoffe giftig wirken, dürfen sie nur in geringen Konzentrationen verwendet werden.

Aus diesen bisherigen Ausführungen würde folgen, daß Nährlösungen, denen man keine Sulfate oder sonstige „Schwefelquellen" zufügt, beim Beimpfen steril bleiben. Doch müssen wir zur Ergänzung hinzufügen, daß es de facto nicht recht gelingen will, durch Schwefelentzug das Bakterienwachstum ganz zu unterdrücken. Offenbar wird nur so wenig von diesem Grundstoff gebraucht, daß es fast unmöglich ist, Verunreinigung der übrigen Nährstoffe mit Spuren schwefelhaltiger Körper zu verhindern; auch der in der Atmosphäre in sehr geringen Mengen vorhandene Schwefelwasserstoff und andere flüchtige schwefelhaltige Stoffe dürften dabei mitwirken. Da diese Stoffe leicht an der Luft in Schwefelsäure übergehen, könnten sie auch solchen Formen dienlich sein, die nur Schwefelsäure und ihre Salze verwerten können. Freilich darf nicht übersehen werden, daß es nicht ganz ausgeschlossen ist, daß die oder doch einige Bakterien tatsächlich ganz ohne Schwefel auskommen können, also schwefelfreie Eiweißkörper besitzen. Sehr wahrscheinlich ist das allerdings nicht.

Schließen wir hier einen kurzen Ausblick auf einige weitere durch Bakterien bewirkte Umsetzungen von Schwefelverbindungen an. Sehr häufig wird Schwefelwasserstoff aus Eiweißkörpern abgespalten, je nach Zuchtbedingungen und Bakterienspezies mehr oder weniger. Lüftung pflegt die Abspaltung zu hemmen, desgl. Zugabe von Zucker; bei Zuckerzusatz wird offenbar dieser in den Stoffwechsel gerissen und dadurch die Spaltung der gleichzeitig gebotenen Eiweißkörper vermindert — ein Nährstoff „deckt" den andern (vgl. Elektion von Nährstoffen im Kap. XIII). Auch „Azetondauerpräparate" (vgl. Kap. XV) von Bakterien, die mit

Sand behufs Eröffnung der Zellen zerrieben werden, bewirken noch Schwefelwasserstoffabspaltung aus Albumosen, was auf die Wirkung eines Enzyms schließen läßt, allerdings verträgt das fragliche Enzym im Gegensatz zu andern die Kochhitze. Ferner wird Schwefel selbst, sodann unterschwefelsaure und andere Salze zu Schwefelwasserstoff reduziert; auch hier darf man auf Enzymwirkung schließen, da auch Preßsäfte von Bakterien diese Reduktion bewirken (*Bact. proteus* u. a.). Schließlich werden aus Eiweißkörpern Merkaptane, durch ihren entsetzlichen Geruch bekannt, gebildet. Solche können außerdem synthetisch aus Alkoholen und Schwefelwasserstoff durch die Tätigkeit bestimmter Spaltpilze (*Bact. esterificans*) entstehen.[1]) Über Reduktion von schwefelsauren Salzen zu Schwefelwasserstoff vgl. Kap. XIV. Über den gegenläufigen Prozeß Kap. XVI.

Konnten wir uns den Bedarf der Spaltpilze an Phosphor und an Schwefel ohne weiteres verständlich machen, wenn wir die Tatsache, daß bestimmte allverbreitete Körperstoffe diese beiden Elemente enthalten, als gegeben hinnahmen, so gilt das nicht vom Kalium und auch nicht vom Magnesium. Warum diese beiden Grundstoffe nötig sind, weiß man nicht, sieht vorläufig auch nicht ein, warum nicht z. B. an Stelle des Kaliums das Natrium, an Stelle des Magnesiums etwa das Kalzium treten kann, und doch lehrt der Ausfall der Versuche, daß dem nicht so ist. Denkbar wäre, daß die Unentbehrlichkeit des Kaliums und Magnesiums, wie die des Phosphors und Schwefels darauf beruht, daß sie in die chemische Konstitution wichtiger Baustoffe eingehen. So hat man bei höheren Pflanzen das Magnesium als Bestandteil bestimmter Eiweißkörper und anderer Stoffe nachgewiesen und die Vermutung ausgesprochen, daß gleiches auch für das Kalium zutreffen könnte. Es wäre aber auch möglich, daß die beiden Stoffe nicht in chemische Verbindung mit Eiweiß- oder andern Körpern eintreten, sondern daß die die Eiweißkörper des lebenden Protoplasmas umgebende Salzlösung aus irgendwelchen Gründen kalium- und magnesiumhaltig sein muß, um den für die Lebenstätigkeit erforderlichen physikochemischen Zustand jener zu gewährleisten. (Vgl. Kap. IV.)

Das **Magnesium** wird, wie schon gesagt, stets in Form geeigneter Magnesiumsalze geboten; aus Bequemlichkeitsgründen verwendet man meist das schwefelsaure Magnesium, natürlich könnten Chlormagnesium, Magnesiumphosphat oder andere ebensogut diesem Zweck dienen, wenn der Schwefelbedarf anderweitig gedeckt wird. Die Unentbehrlichkeit des Magnesiums ist meist leicht nachweisbar, indem sonst vollständige

1) Lit. bei Kruse, W., Mikrobiologie.

aber magnesiumfreie Lösungen Wachstum vermissen lassen. Bei farbstoffbildenden Bakterien hat man gefunden, daß die Farbstoffbildung besonders durch reichliche Magnesiumgaben gefördert wird, u. a. auch bei *Bact. synxanthum*, wenn es in nährsalzhaltigen Rohrzuckerlösungen wächst[1]); die Angabe aber, daß Farbstoffbildner ohne Magnesiumzufuhr zwar wachsen und sich vermehren, aber keinen Farbstoff produzieren könnten, hat sich als nicht richtig herausgestellt. Magnesium dürfte vielmehr für die Vermehrung aller Spaltpilze unerläßlich sein. Sicher nachgewiesen ist das z. B. für *Bact. pyocyaneum* u. a.[2])

Lehrreich ist es, hier auf eine Fehlerquelle zu achten, die zu falschen Ergebnissen führen kann. Gewisse Glassorten, die auch zur Herstellung von Kulturgefäßen Verwendung finden, enthalten Magnesiumsilikate, und benutzt man solche, so findet auf Nährlösungen in ihnen Bakterienwachstum auch dann statt, wenn kein Magnesium zugefügt worden ist. Hier genügen also die geringen, aus dem Glas in die Lösung übertretenden Magnesiumspuren, um das Wachstum zu ermöglichen. Wendet man Kulturkolben an, welche nicht magnesiumhaltig sind, so unterbleibt in magnesiumfreien Nährlösungen das Wachstum, um erst bei Hinzufügen einer Spur eines Magnesiumsalzes zu erwachen.

Schwieriger ist es im allgemeinen, die Unentbehrlichkeit des **Kaliums** zu beweisen, denn man wird meistens die Erfahrung machen, daß auch in Nährlösungen, die Kaliumsalze nicht enthalten, Bakterienwachstum nach der Beimpfung eintritt. Sucht man aber nach Möglichkeit alle Fehlerquellen auszuschließen, verwendet man Kulturgläser, die notorisch kaliumsilikat frei sind, legt man ganz besonderen Wert darauf, daß alle Nährstoffe möglichst rein sind, zumal auch das destillierte Wasser keinerlei Verunreinigungen enthält, so wird man in kaliumfreien Lösungen nur ein äußerst kümmerliches Wachstum bemerken. Das gilt wenigstens für *Bact. fluorescens* und *pyocyaneum*, *Azotobacter chroococcum*[3]) und einige andere, dürfte aber wohl allgemeine Bedeutung haben, da ja auch die höheren Pflanzen ohne Kaliumzufuhr nicht wachsen können. Mit *Bact. fluorescens* hat man auch einige Versuchsserien mit allmählich abfallendem Kaliumgehalt angestellt. Hierbei diente als Kohlenstoff- und Stickstoffquelle das Asparagin; Magnesiumsulfat und -phosphat dienten als Nährsalze. Während nun ohne Zufuhr von Kaliumsalzen das Wachstum ganz oder beinahe ganz ausblieb, zeigte sich, daß schon ganz außerordentlich geringe Mengen vom Kaliumsulfat (oder andern

1) Kossowicz, A., Z. f. d. landwirtsch. Versuchswesen Österr. 1907, Bd. 4, S. 404.

2) Kuntze, W, B. C. I, Or. 1907, Bd. 44, S. 299.

3) Krzemieniewska, H., Bull. ac. Sc. Cracovie 1908, S. 445.

Kaliumsalzen), nämlich ganz geringe Bruchteile eines Milligramms in 100 ccm Nährlösung ein recht befriedigendes Wachstum auslösen konnten. Etwas größere Mengen von Kaliumsulfat hatten Beschleunigung des Wachstums zur Folge. Bei Beurteilung der Wirkung so geringer Mengen ist allerdings daran zu denken, daß in solchen Kulturen nach einiger Zeit eine große Zahl der Bakterienzellen abstirbt und die kaliumhaltigen Bestandteile der Leichen nunmehr andern Zellen zur Verfügung gestellt werden. Denkbar wäre auch, daß lebende Zellen, die ausgewachsen sind, gleichfalls einen Teil der aufgenommenen Salze wieder nach außen treten lassen, ohne abzusterben, und so andern Zellen zur Verfügung stellen. Beweise dafür stehen aber noch aus.

Um nun nach Möglichkeit etwas einzudringen in das Geheimnis der Unentbehrlichkeit des Kaliums für die Lebewelt, hat man wie bei andern Pflanzen, so auch bei Spaltpilzen versucht, Kaliumsalze durch nahe verwandte Salze zu ersetzen und zu beobachten, ob sie durch solche in ihren Funktionen vertreten werden können. Da hat sich denn gezeigt, daß Natrium, Ammonium- und Lithiumsalze nicht in der Lage sind, für das Kalium einzuspringen. Züchtet man z. B. Bakterien auf Nährlösungen, die kein Kalium, statt dessen das entsprechende Natriumsalz enthalten, so ist der Effekt derselbe, als wenn das Natriumsalz auch wegbliebe. Interessant ist auch der Befund, den anderweitige Studien zeitigten, daß Bakterien aus Nährlösungen, die gleiche Mengen von Kalium- wie von Natriumsalzen enthalten, die ersteren in weit größerer Menge resorbieren, also Wahlvermögen zeigen, ganz ebenso wie das für die Wurzelzellen der höher organisierten Pflanzen seit langer Zeit bekannt ist. Bemerkenswert ist es aber, daß die Salze des Rubidiums und des Cäsiums, also zweier dem Kalium sehr nahe verwandter Metalle, das Kalium ersetzen können. Wenigstens ist das für *Bact. fluorescens* und *pyocyaneum* nachgewiesen; für *Azotobacter* scheint diese Vertretbarkeit nicht zu Recht zu bestehen. Und auch für die zwei erstgenannten Spaltpilze gilt, daß der Wirksamkeit der Rubidium- und Cäsiumsalze engere Grenzen gezogen sind als derjenigen der Kaliumsalze. Denn in einigermaßen hoher Konzentration, in welcher Kalisalze noch recht gute Wirkung zeigen, sind die beiden andern Salze bereits so schädlich, daß sie kein Bakterienwachstum mehr aufkommen lassen, und auch nach unten hin, d. h. bei sehr starker Verdünnung, sind sie weniger leistungsfähig als die Kaliumsalze, da so äußerst geringe Spuren wie bei diesen nicht genügen, um ergiebiges Wachstum zu ermöglichen. Es wäre dankenswert, solche Untersuchungen fortzuführen; so könnte sich u. a. ergeben, ob die physiologische Bedeutung des Kaliums, wie von manchen Seiten geäußert wurde, damit zusammenhängt, daß die Kaliumsalze be-

stimmter Eiweißkörper schwerer löslich sind als die Natriumsalze, oder ob andere Erklärungen zu suchen sind. Leider ist aber bei der weiten Verbreitung der Kaliumsalze und bei der dadurch bedingten Schwierigkeit, diesen Grundstoff sicher auszuschließen, die Technik derartiger Versuche eine äußerst schwierige und umständliche. Aus diesem Grund haben auch die oben referierten nackten Tatsachen noch keine weiteren Anregungen für die wissenschaftliche Forschung ergeben, und haben wir auch darauf verzichtet, über die obigen Versuche von der Vertretbarkeit des Kaliums durch Rubidium und Cäsium durch Angabe des maximalen und minimalen Gehaltes der Nährlösung an diesen Salzen zahlenmäßig zu referieren.

Übrigens wäre es von großem Interesse zu ermitteln, ob die Vertretbarkeit des Kaliums durch Rubidium und Cäsium bei sporenbildenden Bakterien auch für die Sporenbildung zu Recht besteht, oder ob für diesen Vorgang Kalium unter allen Umständen notwendig ist. Das wäre denkbar, weil für höhere Pilze Erfahrungen vorliegen, die andeuten, daß die Bildung der Reproduktionsorgane auch rücksichtlich der Zufuhr von Mineralstoffen höhere Ansprüche stellt als Wachstum und Teilung der vegetativen Zellen. In biologischer Beziehung hat die Vertretbarkeit des Kaliums durch Rubidium und durch Cäsium kaum Bedeutung, da die beiden letzteren Elemente, zumal das Cäsium, in der Natur selten sind.

Wir beschließen die Besprechung der Bedeutung des Kaliums im Stoffwechsel der Spaltpilze mit der Bemerkung, daß man versucht hat, die Bedeutung, die dem Kalium im Gegensatz zum Natrium eignet, wenn nicht physiko-chemisch zu erklären, so doch dem Verständnis näher zu bringen und historisch zu erläutern mit dem Hinweis, daß die Salze des Kaliums im Gegensatz zu denen des Natriums von dem Boden absorbiert und festgehalten, während die des Natriums ausgewaschen und endlich dem Meere zugeführt werden. So ist es denn für Bodenbakterien zweifellos recht „zweckmäßig“, daß dem Kalium jene physiologische Rolle zufällt und nicht dem Natrium; immerhin ist doch darauf hinzuweisen, daß auch das Natrium, trotzdem es ausgewaschen wird, überall so häufig ist, daß wohl kaum jemals Mangel an ihm eintreten würde, falls es nötig wäre.

Abgesehen von diesen unentbehrlichen Mineralstoffen, die wir in der Asche jeder Bakterienzelle finden, nehmen nun, wie erwähnt, die Spaltpilze aus natürlichen Nährsubstraten immer auch andere auf, und da man dann natürlich auch diese in der Asche nachweisen kann, nennt man sie auch entbehrliche Aschensalze.

Über diese nun noch ein kurzes Wort.

Bei Zucht auf künstlichen Nährböden empfiehlt es sich nicht selten, solche entbehrlichen Aschensalze außer den unentbehrlichen zuzufügen. So haben wir schon gehört (S. 287), daß eine gewisse Menge eines Natriumsalzes von Vorteil sein könne, z. B. eine gewisse Kochsalzdosis; ferner ist sehr bekannt, daß Gaben von Kalziumsalzen auf Bakterien des Ackerbodens, u. a. auch auf solche, die vom freien Stickstoff leben, förderlich einwirken und ihre Funktionen unter bestimmten Bedingungen stärken können. Wir haben früher schon darauf hingewiesen, daß eine zureichende Erklärung für diese Erscheinung fehlt, und daß die Wirkung dieser Salze vielleicht damit zusammenhängt, daß sowohl Außenlösung wie Zellsaft sog. ausgeglichene Lösungen sein müssen, damit das lebende Protoplasma optimale Bedingungen erhalte. Giftige oder schädliche Wirkungen eines Salzes werden häufig durch die Gegenwart anderer Salze behoben; wir verweisen dazu auf unsere früheren Ausführungen, aus denen auch hervorgeht, daß im Gegensatz zu der so oft beobachteten günstigen Wirkung der Kalziumsalze diese unter Umständen auch schädlich auf bestimmte Funktionen, z. B. Ammoniumabspaltung aus Eiweißkörpern, wirken können. — Hier ist auch der Ort, nochmals daran zu erinnern, daß bestimmte Mineralsalze, die, in etwas größerer Menge geboten, schon giftig wirken, in geringen Dosen günstigen Einfluß auf das Wachstum haben, eine sog. Reizwirkung enthalten. U. a. sind hier besonders die Salze des Zinks und zumal des Eisens zu nennen. Das letztgenannte Element wird bei Verwendung von Kulturgefäßen aus Glas immer, das andere in manchen Fällen (Jenaer Glas) auch unbeabsichtigterweise in die Nährlösung geraten. Die günstige Wirkung, welche geringe Eisengaben haben, ist so auffallend, daß von einem Forscher die Ansicht vertreten wird, daß auch das Eisen zu den unentbehrlichen Grundstoffen gehöre und nur darum nicht immer besonders den Bakteriennährlösungen zugefügt werden müsse, weil es in Spuren stets zugegen und selbst durch sorgfältigste Maßnahmen nicht vollkommen zu entfernen sei.[1])

Für alle solche Stoffe, welche nicht eben nötig, aber doch förderlich sind, hat man den Namen Reizstoffe eingeführt. Daß diese Reizstoffe von den Nährstoffen (in unserm Sinn, vgl. S. 344) nicht ganz scharf geschieden werden können, lehrt die Überlegung, daß auch Nährstoffe, je nach der Konzentration, in der sie geboten werden, bald mehr bald weniger das Wachstum stimulieren, daß also auch den Nährstoffen,

1) Hans Molisch. — Kaserer, H., Ber. d. d. bot. Ges. 1910, Bd. 28, S. 208. In bestimmten Fällen soll nicht nur Eisen, sondern auch Aluminium, beide als Silicophosphate gelöst geboten, zur Ernährung nötig sein.

falls sie in optimaler Konzentration geboten werden, kräftige Reizwirkung innewohnt.

Wir wollen nunmehr noch ausdrücklich betonen, daß alle unsere Kenntnisse von den unentbehrlichen und den entbehrlichen Aschenbestandteilen nur an verhältnismäßig wenigen Spaltpilzarten gewonnen worden sind, daß also vielleicht andere Formen sich anders verhalten. Ohnehin haben wir schon früher gehört, daß bestimmte Meeresbakterien, Leuchtbakterien, insofern anspruchsvoller sind mit Bezug auf die Salzzufuhr, als man ihnen größere Salzmengen bieten muß wie andern, wobei aber nicht sowohl die chemische Qualität als die osmotische Leistung dieser Salze in Betracht kommt. Wir verweisen auf unsere Ausführungen auf S. 285 und werden die Frage bei Behandlung der Leuchtbakterien später nochmals zu besprechen haben. Mit Rücksicht auf neuere[1]) Befunde an gewissen Kieselalgen der See wäre es nicht ausgeschlossen, daß bestimmte typische Meeresbakterien nicht nur Kalium, sondern auch Natriumsalze als Nährsalze beanspruchen; darüber müssen weitere Untersuchungen Aufschluß geben.

Wir schließen diese Betrachtungen des Mineralsalzbedürfnisses der Spaltpilze, indem wir es in kurzen Worten mit dem der höheren, grünen Pflanzen vergleichen. Diese sind anspruchsvoller als die Bakterien, denn außer Kalium, Magnesium, Phosphor und Schwefel bedürfen sie noch des Eisens, sowie, mit Ausnahme einiger bestimmter Algen, des Kalziums; auch ist Vertretbarkeit des Kaliums durch Rubidium oder Cäsium nicht nachgewiesen. Im übrigen liegen aber unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet bei höheren Gewächsen noch ebenso im argen wie bei Bakterien. Was die Notwendigkeit des Kaliums für grüne Pflanzen angeht, so weiß man über deren Ursache gleichfalls nichts; es ist ganz unklar, warum es nicht durch andere Salze (Natrium z. B.) vertreten werden kann; zu welchen Zwecken Kalziumsalze nötig sind, ist gleichfalls noch unbekannt. Bezüglich des Schwefels und Phosphors gilt etwa dasselbe für grüne Pflanzen, was wir oben für Bakterien ausführten. Vom Eisen weiß man nur, daß es nötig ist, um das Ergrünen der Pflanzen zu bewirken, ohne daß es ein Bestandteil des Chlorophyllfarbstoffes selbst wäre. Nur mit Bezug auf das Magnesium ist man bei grünen Pflanzen etwas weiter gekommen als bei den Spaltpilzen, denn man hat, wie wir eben hörten, nachgewiesen, daß dieser Grundstoff ein integrierender Bestandteil des Cholorophyllfarbstoffes ist. Allerdings ist aus der Erfahrung, daß auch die chlorophyllfreien Bak-

1) Richter, O., Denkschr. math.-nat. Kl. d. Ak. d. Wiss., Wien 1909, Bd. 89, S. 660.

terien dieses Grundstoffes nicht entraten können, zu entnehmen, daß ihm wahrscheinlich auch bei höheren Gewächsen noch andere Funktionen als der Mitaufbau des Chlorophylls zukommen. Diese wenigen Ausführungen mögen genügen, um zu zeigen, in wie hohem Grad die in Wechselwirkung tretende Erforschung des Mineralstoffbedürfnisses der höheren Gewächse einer-, der niedrigsten Pflanzen andrerseits sich gegenseitig zu befruchten vermag.

Kapitel XIII.

Die Assimilation von Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen durch heterotrophe Bakterien.

Wir kommen nun zu der Aufgabe, die Verwertung der kohlenstoff- und der stickstoffhaltigen Nährstoffe durch die Bakterien ins Auge zu fassen, und haben schon im vorigen Abschnitt, als wir eine Übersicht über die ernährungsphysiologischen Eigenarten der verschiedenen Bakterienarten zu geben versuchten, darauf aufmerksam gemacht, daß wir hier auf die allerverschiedensten Ansprüche stoßen, wenn wir eine größere Zahl von Spaltpilzen miteinander vergleichen, anders als bei den Nährsalzen, rücksichtlich deren alle Bakterien ähnliche oder sogar gleiche Ansprüche geltend machen, wenn anders wir heutigen Tages richtig orientiert sind.

Um uns nun die Übersicht über den Kreislauf des Stickstoffs und des Kohlenstoffs, soweit er von Bakterientätigkeit abhängig ist, zu erleichtern, erinnern wir uns zuerst an das, was wir einleitungsweise schon gehört haben: Das Gros der Bakterien nimmt die beiden genannten Grundstoffe behufs Aufbau der Zellen stets aus Verbindungen auf, kann beide nur „in gebundener Form assimilieren“. Und was die Art der Bindung angeht, so wissen wir, daß der Stickstoff, je nach den Arten, die wir untersuchen, bald aus organischer, bald aus anorganischer Bindung assimiliert wird, während der Kohlenstoff dem Gros der Bakterien nur in organischer Bindung zugänglich ist. Diese Bakterien, die sog. saprophytischen und parasitischen Bakterien, gilt es nun zunächst bei dem Aufbau ihrer stickstoff- und kohlenstoffhaltigen Körperstoffe zu belauschen, um sodann in späteren Ausführungen die ernährungsphysiologischen Sonderfälle, Assimilation anorganischer Kohlenstoffverbindungen, sowie Aufnahme freien Stickstoffs, zu behandeln.

Fragen wir, welche Stickstoff- und Kohlenstoffverbindungen nun für unsere ernährungsphysiologischen Versuchszwecke in Frage kommen, so sind es in erster Linie dieselben, die auch draußen in der Natur den Bakterien zur Verfügung stehen, sei es, daß man sie von draußen sich

verschafft und rein darstellt, oder im Laboratorium durch künstliche Synthese sich herstellt, das ist natürlich gleichgültig. In zweiter Linie würde es sich auch um solche handeln, die bislang nur als künstliche Produkte der chemischen Synthese im Laboratorium hergestellt wurden, in der freien Natur aber noch nicht angetroffen wurden, und deren Eignung als Nährstoffe zu untersuchen, hat natürlich einen ganz besonderen Reiz, da man so Aufschluß darüber erhält, inwieweit die Bevorzugung dieser oder jener Stoffe durch die Bakterien Folge von Adaptation an natürliche Verhältnisse ist oder nicht; wie ersichtlich handelt es sich hier um ganz ähnliche Fragen, wie wir sie oben kurz streiften, als wir untersuchten, wieweit der „Geschmackssinn" der Bakterien auch solchen Stoffen gegenüber entwickelt ist, denen sie in der Natur nie begegnen (S. 340 f.). Doch ist begreiflicherweise die ernährungsphysiologische Untersuchung von Stoffen, die in der freien Natur nicht vorkommen, noch nicht sehr weit gediehen, und die Zahl von Versuchen mit solchen tritt gegenüber den anderen außerordentlich stark zurück.

Es empfiehlt sich für uns nun, zuerst einen ganz summarischen Überblick über die Stickstoff- und Kohlenstoffverbindungen uns zu verschaffen, die uns für unsere Versuche zur Verfügung stehen, dann der Frage näher zu treten, wie wir aus demselben Nährlösungen formieren, und wie die Bakterienzelle sich dieselben aneignet, um endlich durch eine Beschreibung einiger besonders interessanter Einzelfälle der Aufnahme von Stickstoff- und Kohlenstoffverbindungen das Gesagte zu illustrieren.

Beginnen wir mit den Stickstoffverbindungen, und zwar mit den kompliziertesten, den organischen, um sodann zu den anorganischen herabzusteigen.

Da treten uns natürlich zuerst die Eiweißkörper und verwandte Stoffe entgegen; es sind das, wie wir schon wissen, stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindungen, die schwefel-, z. T. auch phosphorhaltig sind. Die eigentlichen Eiweißkörper oder Proteine sind phosphorfrei; es handelt sich in erster Linie um die sog. Albumine und Globuline, erstere in Wasser löslich, letztere nicht. Die am besten bekannten Proteine des Pflanzenreichs stammen aus den Samen und Früchten, wo sie als Reserveeiweiß aufgestapelt werden. Als phosphorhaltige Eiweißkörper kommen die aus Tieren oder Pflanzen stammenden Proteide, und zwar wesentlich die uns schon bekannten Nukleoproteide in Betracht. An die Proteine und Proteide schließen sich die sog. Albuminoide an, die wir hier nur darum erwähnen, weil zu ihnen das Kollagen gehört, aus welcher Grundsubstanz der Knochen und Knorpel die Gelatine ge-

wonnen wird, die, wie wir sahen, ja auch vielen Bakterien, den „verflüssigenden", als Nahrung verfällt.

Spaltungsprodukte von Eiweißkörpern sind die Albumosen, sodann die Peptone, für uns wichtig, weil sie ganz besonders häufig zur Herstellung künstlicher Bakteriennährlösungen Verwendung finden. Die Peptone können ihrerseits in sog. Polypeptide zerlegt werden, und das sind miteinander verkettete, stickstoffhaltige organische Stoffe, die als Aminosäuren allbekannt sind. Leuzin, Tyrosin, Arginin, Glykokoll, zumal in Samen und anderen Pflanzenteilen sehr häufige Abbauprodukte der Eiweißkörper und als Bakteriennährstoffe in künstlichen Nährlösungen sehr beliebt; auch das Asparagin wird oft verwendet.

Eine große Masse weiterer organischer Stickstoffverbindungen, die im Tier- oder Pflanzenleib gegeben sind, übergehen wir hier als für unsere Zwecke minder wichtig und erwähnen gleich den Harnstoff und die Hippursäure, d. h. die Endprodukte des Abbaues stickstoffhaltiger Stoffe im Tierkörper; auch sie spielen in der Ernährungsphysiologie der Bakterien eine nicht unbedeutende Rolle, wie sich später zeigen wird. Sie vermitteln schon den Übergang zu den anorganischen Stickstoffverbindungen, denn außerhalb des Körpers zerfallen sie in Ammoniumsalze, die ihrerseits bei Luftzutritt zu salpetrigen und salpetersauren Salzen oxydiert werden. Wieweit bei allen diesen Umwandlungen Bakterien mitwirken, soll später noch gezeigt werden. Wir hätten hiermit eine Auswahl der wichtigsten stickstoffhaltigen Nährstoffe, die bei Stickstoffheterotrophie (Eiweißkörper und deren Spaltungsprodukte, Harnstoff usw.) und bei Stickstoffautotrophie (Ammoniumsalze, salpetrige und salpetersaure Salze) im Laboratorium wie im Freien Verwendung finden, aufgezählt.

Wenden wir uns nunmehr den Kohlenstoffquellen zu, so haben wir soeben in den stickstoffhaltigen Kohlenstoffverbindungen, die wir erwähnten, schon äußerst wichtige Kohlenstoffquellen erwähnt. Denn Eiweißkörper, Peptone, Aminosäuren u. a. m. sind natürlich, falls in Nährlösungen geboten, nicht nur zur Versorgung mit Stickstoff geeignet, vielmehr dienen sie als kombinierte Stickstoff-Kohlenstoffquellen. Neben diesen gibt es aber noch jene Legion von stickstoffreien Kohlenstoffverbindungen, die zumal im Pflanzenkörper eine so wichtige Rolle spielen und nicht minder als Nährstoffe für Mikroorganismen.

Hier sind vor allem zu nennen die verschiedenen Kohlehydrate: Stärke, Zuckerarten, Zellulose u. a. m. Ferner die Fette, sodann die Alkohole, von denen zumal die mehrwertigen, wie Glyzerin, Mannit, Dulzit, vielfach als Kohlenstoffquelle für Bakterien dienen, endlich die große Schar organischer Säuren, wie Zitronensäure, Apfelsäure, Wein-

säuren, Milchsäuren, Buttersäure, Essigsäure und Ameisensäure, welche nun schon hinüberleitet zur Kohlensäure, deren Eignung als Bakterien-nährstoff aber späteren Betrachtungen vorbehalten sein soll.

Die eben erwähnten Stoffe gehören der sog. Fettreihe an. Nebenher können aber auch zyklische Kohlenstoffverbindungen, z. B. die Chinasäure u. a., als Nährstoffe dienen, ja, dies gilt sogar von der Karbolsäure, also einer ausgesprochen giftigen Substanz, falls sie nur in genügender Verdünnung geboten wird.

Aus solchen Stoffen können wir nun die mannigfaltigsten Nährlösungen und Nährböden konstruieren, verschieden je nach dem Bedarf der Bakterien, für die wir uns jeweils interessieren. Bequemer ist es natürlich fast immer, sog. natürliche Nährböden, die wir schon häufig kennen gelernt haben, zu verwenden, wie Kartoffelscheiben, Möhren; sehr beliebt ist ferner auch Fleischwasser, Heudekokt, Mistdekokt, Hühnereiweiß u. a. m., und auf solchen Substraten, die ja Kohlenstoff-, Stickstoff- und mineralische Verbindungen stets reichlich enthalten, wird man fast immer ganz besonders schöne Kulturen erzielen, wenn man den Boden für die betr. Art möglichst elektiv zu gestalten weiß, ihren Bedürfnissen durch richtige Auswahl des Substrates Rechnung zu tragen versteht. *Bac. Brandenburgensis*, uns als ein Erreger der Bienenfaulbrut schon bekannt, ist schwer in künstlichen Lösungen zu züchten; wächst aber gut auf Bienenmaden — seinem natürlichen Standort —. Für ernährungsphysiologische Zwecke im engern Sinn wird man solche komplizierte Medien aber nur dann verwenden, wenn einfachere und ihrer Zusammensetzung nach genau bekannte Böden versagen.

Wir lassen nun einige Beispiele von komplizierten und einfachen Nährböden für kohlenstoff-heterotrophe, saprophytische und parasitische Spaltpilze folgen.

Wollen wir echte Eiweißkörper bieten, und das ist für anspruchsvolle Formen, wie z. B. manche Krankheitserreger, vonnöten oder doch empfehlenswert, so können wir als solche z. B. das Blutserum höherer Tiere benutzen. Dasselbe wird entweder in flüssiger Form verwendet oder nach Erwärmen auf 65 Grad, wodurch es starr wird. Dies Serum enthält als Eiweißkörper Albumin und Globulin, außerdem sind aber noch andere Stoffe, wie Fett, Zucker, Salze, in ihm enthalten, so daß bei Verwendung von Serum Zusatz weiterer Stoffe nicht nötig ist. Solche Böden dürfen nicht durch Kochen sterilisiert werden, weil starke Erwärmung die Eiweißkörper denaturieren würde. Man sterilisiert entweder nach Möglichkeit durch mehrmaliges Erwärmen auf 65 Grad oder aber dadurch, daß man Chloroform zugibt und dies, nachdem es längere Zeit gewirkt hat, sich wieder verflüchtigen läßt. Wegen dieser

Schwierigkeit der Sterilisation ist die Verwendung von Serum oder anderen Eiweißkörpern nur dann üblich, wenn man mit anderen Stoffen nicht auskommt.

Weitaus gebräuchlicher ist die Verwendung von Spaltungsprodukten der Eiweißkörper, z. B. dem Pepton des Handels, d. s. Albumosen, und solche peptonhaltigen Nährlösungen dürfen heutigen Tages als die am meisten gebräuchlichen gelten. Man pflegt von Pepton etwa 5% zuzugeben, d. h. weitaus mehr als von den Nährsalzen; übrigens lassen sich begreiflicherweise darüber keine genaueren Vorschriften geben, da die einen Bakterienarten aus dem Vollen zu schöpfen lieben, andere, z. B. echte Wasserbakterien, aus sehr verdünnten Lösungen ihre Nährstoffe in sich aufzunehmen pflegen. Eine vollständige peptonhaltige Nährlösung würde also etwa enthalten: 5% Pepton, 0,1% Kaliumphosphat, 0,05% Magnesiumsulfat. Wenn es auf genaue Kenntnis der Nährsalze nicht ankommt, kann man statt deren Fleischwasser oder Fleischextrakt verwenden. Sodann ist hier, wie in allen anderen Fällen, genau darauf zu achten, daß man der Nährlösung die richtige Reaktion gibt. Die meisten Bakterien werden, wie schon früher gesagt, bei schwach alkalischer Reaktion des Mediums gezüchtet; würde man aber z. B. versuchen, das mit dem schon mehrfach genannten *Bac. Brandenburgensis*[1]) ebenfalls zu tun, so würde es nicht gelingen. Dieser verlangt z. B. neutrale oder schwachsaure Böden, und solches gilt auch für andere Formen, u. a. auch viele Anaerobe. Und auch sonst müssen natürlich immer die richtigen Zuchtbedingungen getroffen werden, wenn man gute Resultate erzielen will. Zumal auf richtige Regelung der Temperatur und des Luftzutritts ist zu achten.

Die genannten Nährlösungen haben nun einen Nachteil: Eiweißstoffe, Albumosen und ähnliche Körper sind häufig nur schwer oder z. T. auch gar nicht in vollkommen chemisch reinem, genau definierbarem Zustand zu beschaffen. Selbst wenn man kristallisierte Eiweißkörper, etwa Edestin, verwendet — das ist übrigens bis heute nur selten geschehen — dürfte das schwierig sein. Die „Handelspeptone" sind in ihrer Zusammensetzung sehr verschieden, schwer kontrollierbar; sie von mineralischen Beimengungen zu befreien, dürfte unmöglich sein.

Hat man anspruchslosere Bakterien zu züchten, die nicht unbedingt Eiweißkörper benötigen, so kann man statt deren ihre Spaltungsprodukte, die Aminosäuren oder Amide als Kohlenstoff-Stickstoffquellen, verwenden, und eine Nährlösung, die etwa Asparagin und die nötigen Nährsalze enthält, ist für viele Fälle recht geeignet.

1) Maaßen, A., Arb. d. K. biol. Anstalt, 1908, Bd. 6, S. 53.

Diese Beispiele für Nährlösungen, die einen einzigen Stoff als gleichzeitige Kohlenstoff- und Stickstoffquelle führen, mögen genügen. Häufig macht man nun bei Verwendung solcher Nährlösungen die mißliche Erfahrung, daß man verhältnismäßig zu viel Stickstoff und zu wenig Kohlenstoff bietet. Nicht selten kann man das daran erkennen, daß die Bakterien in diesem Fall aus dem Eiweiß, dem Pepton, den Aminosäuren so reichlich Ammoniak abspalten, daß sie es nicht zum Aufbau der Zellen aufbrauchen, sondern großenteils frei nach außen treten lassen; so wird die Nährlösung bald stark alkalisch und endlich dadurch untauglich. Aus diesem Grunde empfiehlt es sich oft, außer einer solchen Kohlenstoff-Stickstoffverbindung noch eine besondere Kohlenstoffquelle hinzuzufügen, etwa Zucker, Glyzerin, Mannit; zumal ein geringer Zuckerzusatz ist sehr beliebt. Gewisse Kohlenstoff-Stickstoffverbindungen, z. B. Harnstoff, sind meistens überhaupt nur dann verwertbar, wenn außer ihnen noch eine besondere Kohlenstoffverbindung geboten wird. Freilich muß man mit solchen Zuckerzusätzen auch wieder vorsichtig sein, da die Bakterien aus Zucker gern Säuren bilden, die ihrerseits die Nährlösung im Lauf der Zeit untauglich machen. Diesem Übelstand kann man in vielen Fällen dadurch begegnen, daß man ein unlösliches kohlensaures Salz, z. B. Kreide, im Überschuß zugibt, wodurch die betr. Säure unter Kohlensäureentwicklung abgestumpft und unschädlich gemacht wird. So lernen wir denn, daß nicht nur die anfängliche Reaktion der Lösung für das Wachstum von größter Bedeutung ist, sondern auch die Veränderung derselben durch den wachsenden Spaltpilz stets Beachtung verdient.

Welche Bakterien nun bei alleiniger Darbietung einer einzigen Kohlenstoff-Stickstoffquelle gedeihen, und welche den weiteren Zusatz einer besonderen Kohlenstoffquelle nötig haben, kann natürlich nur der Versuch entscheiden. Wir werden weiter unten nochmals darauf zurückkommen und einige Beispiele anführen müssen, erwähnen hier nur noch, daß die Frage u. a. für das anaerobe Leben besonders wichtig ist. *Bact. vulgare* z. B. gedeiht anaerob gut, wenn ihm nur Pepton neben Nährsalzen geboten wird. *Bac. asterosporus, ruminatus, carotarum* andererseits vermögen nur dann anaerob zu wachsen, wenn ihnen außer Pepton noch eine besondere Kohlenstoffnahrung, Mannit, Glyzerin oder ähnliches zur Verfügung gestellt wird. Bei aerobem Leben nehmen sie mit Pepton allein fürlieb. (Näheres S. 395 im folg. Kap.)

Alle eben besprochenen Nährlösungen waren solche, die für stickstoff-heterotrophe Spaltpilze taugen, und recht viele Bakterien sind obligat stickstoff-heterotroph, würden also bei Zufuhr anorganischer Stickstoffverbindungen nicht gedeihen.

Nicht minder stattlich ist aber die Zahl derjenigen Spaltpilze, die sowohl stickstoff-heterotroph leben können, als auch stickstoff-autotroph. Bei diesen können wir also den Stickstoff in Form anorganischer Salze bieten. Als solche stehen uns die Ammoniumsalze, die salpetrigsauren wie die salpetersauren Salze zur Verfügung. Die an zweiter Stelle genannten kommen selten zur Verwendung. Man wird finden, daß die Ammoniumsalze meistens leichter assimiliert werden als die salpetersauren (Nitrate) oder salpetrigsauren Salze (Nitrite); das hängt zweifellos damit zusammen, daß im Eiweiß, das aus diesen anorganischen Salzen gebildet werden muß, der Stickstoff ebenso wie im Ammon an Wasserstoff gebunden ist; die salpetersauren und salpetrigsauren Salze müssen also erst durch die lebende Zelle reduziert werden behufs Aufbaues der Eiweißkörper. Gleichwohl sind auch die salpetersauren Salze, die vornehmste Stickstoffquelle der grünen Pflanze, manchen Spaltpilzen sehr zuträglich. Wir werden noch hören, daß gewisse im Ackerboden lebende Bakterien dadurch geradezu dem Ackerbau vorübergehend schädlich werden können, daß sie Salpeter aufnehmen und in ihr Körpereiweiß verwandeln, jenen so den grünen Kulturpflanzen raubend (*Bact. agreste*[1]) z. B.).

Welche ammonium- bzw. salpeter- und salpetrigsauren Salze man bietet, ist von nicht allzugroßer Bedeutung. Man kann z. B. salpetersaures Ammon verwenden und so Ammon- wie Nitratstickstoff gemeinsam bieten. Verwendet man schwefelsaures Ammon, so ist es möglich, daß infolge bevorzugten Ammonkonsums Schwefelsäure zurückbleibt und die Lösung säuert. Umgekehrt ist bei Verwendung von salpetersaurem Kali daran zu denken, daß Kali überschüssig ist und die Lösung alkalisch macht; wiederum zwei instruktive Beispiele dafür, daß die Spaltpilze selbst ihre Nährlösung durch Säuerung oder Alkalisierung im Lauf der Zeit minder tauglich machen.

Was die Konzentration dieser anorganischen Stickstoffsalze anlangt, so pflegt man von ihnen mehr als von den anderen Nährsalzen zu bieten, etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_{2}\,\%$.

Bei solcher Stickstoffautotrophie ist nun natürlich die Zugabe einer besonderen Kohlenstoffquelle vonnöten; als solche stehen uns eben dieselben stickstoffreien Kohlenstoffverbindungen zur Verfügung, die wir unter Umständen auch schon bei Stickstoffheterotrophie zugaben. Stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindungen (z. B. Pepton) wird man in diesem Fall meistens nicht anwenden, weil sonst allzuviel Stickstoff im Vergleich zum Kohlenstoff geboten werden würde.

Wir können im allgemeinen zwischen „guten“ und „schlechten“

1) Löhnis, F., B. C. I, Or., 1905, Bd. 40, S. 177.

stickstoffreien Kohlenstoffverbindungen unterscheiden; zu den ersteren gehören u. a. Zuckerarten, Mannit, auch Glyzerin u. a. m., kurzum solche, die für viele Spaltpilze eine gute Kohlenstoffquelle sind; „schlechte" sind solche, die den meisten Arten nicht eben gutes Gedeihen ermöglichen. Unter den organischen Fettsäuren werden wir z. B. gute, wie Zitronensäure, Weinsäure u. a., unterscheiden von solchen, die weniger tauglich sind wie die niederen Glieder, z. B. die Ameisensäure. Sehr häufig verwendet man diese organischen Säuren, etwa Weinsäure, nicht im freien Zustand, sondern als Salz. Man kann dann z. B. das Ammonsalz der betr. Säure verwenden, etwa weinsaures Ammon, welches Salz dann den Kohlenstoff- und Stickstoffbedarf deckt, kombiniert mit den üblichen Nährsalzen. Solche Nährlösung ist sehr häufig mit gutem Erfolg angewendet worden. Auch kann man, wenn man für eine anderweitige Stickstoffquelle sorgt, weinsaures Kalium oder Natrium verwenden; muß aber dann bedenken, daß sich im Lauf des Bakterienwachstums kohlensaures Alkali daraus bildet. In diesem Fall würde man Zucker zugeben, aus dem Säure gebildet wird. Auch kann man die organische Säure als Kalksalz geben; dann bildet sich kohlensaurer Kalk, der unlöslich, darum unschädlich ist. Nur in seltenen Fällen wird man freie Säure als Kohlenstoffquelle bieten.

Man kann häufig die Beobachtung machen, daß sog. schlechte Kohlenstoffverbindungen für einige wenige Arten recht gut tauglich sind. Diese Arten verzichten sozusagen auf gute Nährstoffe, was für sie den Vorteil hat, weniger Konkurrenten im Kampf ums Dasein zu haben. So ist die Zahl von Bakterien, die Zucker als Kohlenstoffquelle verwenden können, recht groß, solche, die bei alleiniger Darbietung von oxalsauren Salzen gedeihen, verschwinden dagegen; hierher gehören z. B. bestimmte Harnstoffbakterien[1]). Auch ist bis jetzt erst eine Form, *Bact. methylicum*, bekannt, die bei alleiniger Darbietung von ameisensauren Salzen als Kohlenstoffquelle wächst. Zu erwähnen ist noch, daß solche minder tauglichen Kohlenstoffquellen, die nur für wenige Arten verwertbar sind, auch von vielen anderen gut als Nahrung verwendet werden können, dann, wenn neben ihnen noch andere bessere Nährstoffe geboten werden.

Spaltpilze, die sich ganz an die Verarbeitung bestimmter Stoffe angepaßt haben, kann man als ernährungsphysiologische Spezialisten bezeichnen, im Gegensatz dazu solche, die keine derartige Liebhaberei für ganz bestimmte Stoffe haben, als multivore Spaltpilze. Omnivore Bakterien, d. h. solche, die alle Stoffe, soweit sie überhaupt als Bak-

1) M. W. Beijerinck. — Vgl. auch Potter, M. C., B. C. II, 1908, Bd. 21, S. 647.

teriennährstoffe in Betracht kommen, zu verarbeiten vermögen, gibt es nicht.

Die Konzentration der Kohlenstoffverbindungen in der Nährlösung beträgt meist mehr als die der Stickstoffverbindung, z. B. etwa 5%, und so können wir als eines statt vieler Beispiele für eine Nährlösung, die für stickstoffautotrophe Spaltpilze geeignet ist, etwa die folgende nennen: Zucker 5%, salpetersaures Ammon $^1/_2$%, Kaliumphosphat 0,1% und endlich schwefelsaures Magnesium 0,05%. Ob Abweichungen von dieser Zusammensetzung sich empfehlen, ist stets auszuprobieren.

Wir wollen nun noch kurz darauf hinweisen, daß man vorgeschlagen hat, die Verschiedenheit der Bakterien in den Ansprüchen an die Zufuhr von Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen durch folgende kurze Bezeichnungen auszudrücken. Diejenigen Arten, welche Eiweißkörper oder deren nächste Spaltungsprodukte als Kohlenstoff-Stickstoffquelle bedürfen, hat man als „Peptonbakterien" bezeichnet, solche, welche als Kohlenstoff-Stickstoffnahrung mit Aminosäuren oder deren Amiden vorlieb nehmen, als „Amidbakterien". Falls die Bakterien außer Eiweißkörpern (Pepton) noch eine gesonderte Kohlenstoffquelle nötig haben, so nennt man sie „Pepton-Kohlenstoffbakterien". Die Bezeichnung „Amid-Kohlenstoffbakterien" versteht sich nun von selbst. Arten, die mit Ammonsalzen neben einer Kohlenstoffquelle auskommen, würde man als „Ammon-Kohlenstoffbakterien", solche, die neben Kohlenstoffnahrung mit salpetersauren Salzen vorlieb nehmen, als „Nitrat-Kohlenstoffbakterien" benennen. Diese Bezeichnungen sollen stets nur die minimalen Ansprüche wiedergeben. Ein Nitrat-Kohlenstoffbakterium z. B. ist nicht unbedingt auf Nitrat als Stickstoffquelle angewiesen, vielmehr kommt es zwar damit aus, würde aber bei Zufuhr von Ammon oder Pepton (als Stickstoffquelle) ebenfalls, vielleicht noch besser gedeihen können.

Es war bis jetzt unser Prinzip, tunlichst einfache Nährlösungen anzugeben. Doch kann es Interesse bieten, dies Prinzip zu durchbrechen und auch in solchen Fällen, in denen eine einzige Kohlenstoffquelle zum guten Gedeihen voll ausreichen würde, deren mehrere zu bieten und zu beobachten, welche Ausnutzung dann seitens der Spaltpilze erfolgt. In solchen Versuchen hat sich nun gezeigt, daß sehr häufig nicht beide Kohlenstoffverbindungen im gleichen Maße verarbeitet werden, vielmehr wird eine Auswahl getroffen, man spricht darum auch von „Elektion" von Nährstoffen. Meistens wird zuerst der bessere Nährstoff im bevorzugten Maße angegriffen, sodann der schlechtere, doch gibt es auch Ausnahmen; in gewissen Fällen trifft das Umgekehrte zu. Es würde uns zu weit führen, das an vielen Beispielen zu erläutern, wir beschränken uns darauf, zunächst das klassische Beispiel für die ungleichmäßige Ver-

wertung zweier nebeneinander gebotener Kohlenstoffverbindungen zu beschreiben. Die Traubensäure ist eine Verbindung von gleich vielen Molekülen der die Ebene des polarisierten Lichtes rechtsdrehenden Rechtsweinsäure und der linksdrehenden Linksweinsäure; ihre Lösung dreht darum die Ebene des polarisierten Lichtes überhaupt nicht. Verbindungen, die sich so verhalten, nennt man nach ihr „razemische". In Lösungen ist die Traubensäure in die Moleküle der Rechts- und Linksweinsäure zerfallen. Bietet man nun die genannte Säure etwa als traubensaures Ammon, kombiniert mit den nötigen Aschensalzen gewissen Bakterien als Nahrung dar, so beobachtet man, daß nach einiger Zeit die Ebene des polarisierten Lichts von der Nährlösung nach links gedreht wird, und zwar, wie weitere Untersuchung ergibt, weil die Rechtsweinsäure von dem betr. Bakterium als Nahrung stärker in Anspruch genommen wird als die Linksweinsäure. Diese Entdeckung wurde schon früher gemacht, neuere Untersuchungen zeigten, daß nach längerer Kultursäure auch die Linksweinsäure vollkommen verzehrt wird, es handelt sich also nur um teilweise und zeitweilige „Deckung" der Linksdurch die Rechtsweinsäure, und fernere Versuche ergaben, daß auch Bakterien vorkommen, die umgekehrt die Linksweinsäure aus traubensauren Lösungen zuerst verzehren, die Nährlösung also rechtsdrehend machen. Man redet in diesen Fällen vielfach in ungenauer und mißverständlicher Weise von „Spaltung" razemischer Verbindungen durch Bakterien. Schließlich sind auch Bakterien beobachtet worden, welche rechts- und linksdrehende Weinsäure in gleichem Maße konsumieren.

Interessant ist es zu hören, wie man sich solche, die Rechts- oder die Linksweinsäure bevorzugende Bakterien — es handelt sich um Kurzstäbchen — verschaffen kann. Um die ersteren zu erhalten, genügt es, Nährlösungen, die nur rechtsweinsaure Salze als Kohlenstoffquelle haben, der Luftinfektion zu überlassen, handelt es sich um die Beschaffung der anderen, so läßt man Lösungen offen stehen, welche nur linksweinsaure Salze als Kohlenstoffquelle führen. Hier liegen also einige recht beachtenswerte Fälle von der Verwendung „elektiver Nährlösungen" oder von „Anhäufungsversuchen" vor, von denen früher die Rede war[1]).

Auch über die Auswahl zwischen razemischen Aminosäuren seitens der Bakterien hat man neuerdings Versuche angestellt. So wurden d-Leuzin und l-Leuzin, ferner d-Glutaminsäure und l-Glutaminsäure gemeinsam geboten; und es zeigte sich, daß entweder beide gleich stark angegriffen und verarbeitet wurden oder aber eine der beiden stärker als die andere; und zwar war, wenn das letztere der Fall war, stets die in

1) Pfeffer, W., Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. 28, S. 205.

natura vorkommende Form, diejenige, die schneller verarbeitet wurde. Als Versuchsobjekte dienten hier *Bact. coli* sowie *Clostridium Americanum* (*Bac. amylobacter*)[1]).

Wir kommen später auf solche Fälle elektiver Stoffwechselerscheinungen noch zurück, wenn wir die Milchsäuregärung behandeln.

* * *

Ehe wir nun auf einige für den Kreislauf der Stoffe in der Natur besonders wichtige ernährungsphysiologische Sonderfälle eingehen, wollen wir zum vollen Verständnis der Nährstoffaufnahme und -verarbeitung etwas genauer uns über jene Stoffwechselprodukte orientieren, mit denen wir bereits in der Einleitung und auch nachher gelegentlich flüchtige Bekanntschaft gemacht haben, den **Enzymen.**

Soviel wissen wir schon, daß die Bakterienzelle die ihr zuströmenden Stoffe vielfach nicht ohne weiteres als Bausteine verwenden kann, daß sie dieselben vielmehr erst mehr oder minder weitgehend ummodeln, spalten, löslich machen muß, ehe sie der Assimilation verfallen. Auch haben wir schon gehört, daß solche Spaltungen, durch welche Baustoffe aus den dargebotenen Nährstoffen formiert werden, begreiflicherweise von jenen Zersetzungen, die der Zelle Betriebskraft liefern, vielfach nur schwer und unvollkommen zu trennen sind. Mit anderen Worten, Assimilation und Dissimilation greifen stets ineinander und sind nur begrifflich scharf zu trennen.

Zweifellos dienen viele Spaltungen gleichzeitig beiden Zwecken. Für die meisten derselben hat man nun nachgewiesen, daß sie nicht direkt durch das lebende Protoplasma bewirkt werden, sondern eben durch die Enzyme. Soweit nun Enzymtätigkeit in Frage kommt, behufs Assimilierbarkeit der Nährstoffe, wollen wir jetzt einen Blick auf sie werfen. Was sind die Enzyme? Organische Stoffwechselprodukte der lebenden Zellen von sonst unbekannter Zusammensetzung, die z. T. innerhalb der Zellen wirksam sind, sog. „Endoenzyme", z. T. aber auch nach außen diffundieren, um in der die Zelle umgebenden Lösung ihre Tätigkeit zu entfalten, sog. „Ektoenzyme". In vielen Fällen ist nachgewiesen, daß Endoenzyme mit dem Tod oder der Schädigung der Zelle erst nach außen treten. So wird z. B. für einen Erreger der Hanfrotte (vgl. unten) angegeben, daß ein gelatinelösendes Enzym erst aus toten Zellen in den Nährboden gelangt[2]). Man spricht in diesem Fall von der Gelatineverflüssigung wohl auch als von einem nekrobiotischen

1) Pringsheim, H., Z. f. physiol. Chemie, 1910, Bd. 65, S. 96.
2) Störmer, K., B. C. II, 1904, Bd. 13, S. 35.

Vorgang[1]). Dies Beispiel statt vieler. Da die Konstitution der Enzyme unbekannt ist, kann man sie nur nach ihrer Wirkung erkennen und gruppieren, und ihre Wirkung ist nun derart zu verstehen, daß sie Stoffumsetzungen, welche ohne sie nur äußerst langsam verlaufen, beschleunigen, ohne selbst dabei verbraucht zu werden und ohne selbst in den Endprodukten der beschleunigten Reaktionen aufzutreten. Es können daher schon kleine Mengen Enzym gewaltige Stoffumwandlungen in kurzer Zeit bewirken, Ähnlich wie Enzyme wirken nun auch nichtbiogene Stoffe, z. B. Mineralsäuren, die gleichfalls durch ihre bloße Anwesenheit Stoffumwandlungen beschleunigen; der Chemiker nennt sie Katalysatoren, und somit darf auch die Enzymwirkung eine „katalytische" genannt werden. Doch besteht ein Unterschied zwischen den Katalysatoren und den Enzymen. Jene können sehr verschiedene Reaktionen beschleunigen; z. B kann Salzsäure den Zerfall verschiedener Zuckerarten katalytisch beschleunigen. Im Gegensatz dazu haben die meisten Enzyme nur je einen Stoff, dessen Zersetzung sie beschleunigen; Milchzucker wird z. B. durch ein anderes Enzym als Malzzucker, dieser wieder durch ein anderes als Rohrzucker zerfällt usw. Die Wirkung der Enzyme pflegt, wie man sagt, spezifisch zu sein, woraus sofort folgt, daß die lebende Zelle sehr viele Enzyme produzieren muß, wenn sie eine vielseitige enzymatische Tätigkeit entfaltet. Falls ein „Enzym" nicht spezifisch wirkt, ist stets der Verdacht gerechtfertigt, daß es sich um ein Enzymgemenge handelt.

Fragen wir nun, welcherlei Stoffumwandlungen — chemisch gesprochen — es sind, die durch Enzyme beschleunigt werden, so dürfen wir sagen, daß es zum allergrößten Teil sog. Hydrolysen sind, d. h. Zerfällungen von Stoffen, welche unter Aufnahme von Wasser verlaufen. Solche hydrolytische Spaltungen sind also die Haupttätigkeit der Enzyme. Der Vollständigkeit halber sei kurz erwähnt, daß nicht nur Spaltungen, sondern auch ihr Gegenteil, Synthesen, die unter Wasseraustritt erfolgen, von Enzymen bewirkt werden können. Es handelt sich bei Enzymwirkung nämlich um Beschleunigung sog. Gleichgewichtsreaktionen, indem die Spaltungen nicht bis zur vollkommenen Aufspaltung durchgeführt werden, sondern stehen bleiben, wenn das Verhältnis der Spaltungsprodukte zu dem zerfallenden Stoff eine bestimmte Größe erlangt hat, die ihrerseits von den obwaltenden Bedingungen abhängt. Diesem Gleichgewicht „streben also die chemischen Systeme unter dem beschleunigenden Einfluß des Enzyms zu"; ist der ungespaltene Anteil noch groß im Verhältnis zu dem schon gespaltenen, so wird das Enzym bis

1) M. W. Beijerinck.

zur Erreichung des Gleichgewichts weiter spalten. Gehen wir aber aus von einem System, in dem schon mehr Spaltungsprodukte vorhanden sind, als dem Gleichgewicht entspricht, so wird das Enzym die gegenläufige Tätigkeit, Vereinigung eines Teils der Spaltungsprodukte bewirken, bis wiederum Gleichgewicht erzielt ist. Diese synthetische Wirkung der Enzyme tritt aber, so wichtig sie auch theoretisch sein mag, de facto gegenüber der spaltenden zurück, so daß wir im folgenden von ihr ganz absehen können. Es ist übrigens fast sicher anzunehmen, daß mit dem Fortschritt der Wissenschaft die Bedeutung von Enzymsynthesen mehr und mehr erkannt werden wird.

Solche hydrolytische Spaltungen durch Enzyme kommen bei der Umformung der dargebotenen Nährstoffe in Baustoffe der Zelle fast allein in Betracht, wir können uns im folgenden auf ihre Besprechung beschränken. Außer ihnen gibt es noch oxydierende Enzyme, sog. Oxydasen und Gärung bewirkende Enzyme, mit denen wir im nächsten Kapitel noch Bekanntschaft machen werden.

Bezüglich der Abhängigkeit der Enzymtätigkeit von den Außenbedingungen ist zu sagen, daß sie recht labile Körper sind, durch Säuren und Alkalien, sowie durch Temperaturerhöhung leicht geschädigt werden. Gegen Gifte sind sie von verschiedenartiger Resistenz. Vielfach sind sie nicht so empfindlich wie das lebendige Protoplasma, und hierin ist oft ein Mittel gegeben, um ihre Wirkung von der der lebenden Zelle getrennt zu beobachten. Versetzt man Bakterienkulturen mit Chloroform, Toluol, Azeton oder ähnlichen Mitteln, so kann man oft erreichen, daß die Bakterienzellen selbst absterben, die vorher von ihnen gebildeten Enzyme aber noch nachwirken, was daran zu beobachten, daß zugegebene Stoffe zerfällt werden, z. B. Stärkekleister, den man zufügt, verzuckert wird u. a. m. Will man auf andere Weise die Enzymtätigkeit von den Zellen trennen, so werden die letzteren nötigenfalls, nachdem sie durch Verreiben zertrümmert sind, mit Wasser oder Glyzerin ausgezogen und der Auszug mit Alkohol gefällt; in der Fällung befinden sich neben vielen anderen Stoffen auch die Enzyme der Zelle. Durch abermaliges Auflösen und Wiederfällen kann man versuchen, weitere Reinigung vorzunehmen; weit kommt man aber nicht damit, weil durch fortgesetztes Lösen und Fällen die enzymatische Wirksamkeit mehr und mehr geschwächt wird, um endlich zu verschwinden. Im reinen Zustand hat man daher Enzyme noch niemals unter der Hand gehabt. — Durch Filtrieren kann man sich keimfreie Filtrate von Ektoenzymen verschaffen. —

In terminologischer Hinsicht sei bemerkt, daß man die Enzyme nach den Stoffen, welche sie spalten, benennt. Das die Zellulose spaltende

Enzym heißt z. B. Zellulase; Proteine werden durch Proteinasen abgebaut usw.

* * *

Alles, was wir in diesem Abschnitt über Nährlösungen und Enzymtätigkeit gesagt haben, werden wir nunmehr am besten dadurch erläutern und beleben, daß wir die Verarbeitung einiger in der Natur besonders wichtiger Körpergruppen durch Bakterien herausgreifen und etwas eingehender schildern.[1])

Betrachten wir zunächst die sog. Eiweißfäulnis: Diese besteht darin, daß die Eiweißkörper von Leichen, zumal tierischen Wesen, unter Bildung stinkender Produkte abgebaut werden durch Spaltpilze, die einen Teil dieser Abbauprodukte zum Aufbau ihrer eigenen Zellen verwerten. In solch faulenden Leichen sind also neben Eiweißkörpern deren Spaltungsprodukte, einfachere wie kompliziertere, vorhanden; der Stickstoff wird z. T. endlich als Ammoniak in die Luft entweichen, der Schwefel in Form von Schwefelwasserstoff und anderen stinkenden Gasen entbunden, auch andere z. T. stinkende Produkte treten auf, die wie z. B Indol und Skatol jedem Biologen dem Namen nach bekannt sind; sodann „Leichengifte", wie Putrescin und Cadaverin; massenhaft Gase (Kohlensäure, Wasserstoff, Sumpfgas) bilden sich. — Der Anblick eines solchen faulenden Körpers lehrt uns schon, daß neben luftliebenden auch luftscheue Arten an der Fäulnis sich beteiligen. Hätten wir nun die Aufgabe, mit Hilfe gut charakterisierter Nährlösungen etwas über die Rolle der verschiedenen, an solchen faulenden Massen lebenden Spaltpilze auszusagen, so würden wir sie zunächst, und zwar nach Möglichkeit alle, die in etwas größerer Individuenzahl vorhanden sind, in Reinkultur, nach einer der früher geschilderten Methoden, zu gewinnen suchen. Wir würden da Arten finden, die uns z. T. schon bekannt sind. Vor allem das *Bact. vulgare*, sodann *Bact. fluorescens*, *Bact. coli* und zweifellos auch einen aerophoben Bazillus, den man als *Bac. putrificus*, den „echten Fäulnisbazillus", bezeichnet, weil er in solchen faulenden Massen nie zu fehlen scheint. Um nun die Rolle dieser Formen genauer zu erforschen, würden wir vielleicht damit beginnen, sie in eiweißreichen Böden zu kultivieren, und da würde sich ergeben, daß von den genannten der *Bac. putrificus*. das *Bact. vulgare*. *Bact. fluorescens* die eigentlichen Eiweißkörper zu zersetzen und davon zu leben vermögen, während z. B. das *Bact. coli* dies nicht kann; ihm müssen vielmehr Spaltungsprodukte

1) Für die folgenden Beispiele der Ernährung mit besonderen Stoffen sei verwiesen auf die Bearbeitung in Lafars Hdb., sodann auf Kruses Mikrobiologie.

der Eiweißkörper, wie Albumosen oder Peptone, zur Verfügung stehen; wir können also „proteolytische“ und „peptolytische“ Formen in solch faulenden Massen unterscheiden. Wir würden dann weiter gehen und untersuchen, ob auch andere Kohlenstoff- und Stickstoffquellen dienlich sind, und auch da würden sich große Unterschiede ergeben. Der *Bac. putrificus* würde stets Eiweißkörper oder Albumosen, Peptone benötigen, also auf sog. „eiweißfreien“ Lösungen nicht wachsen. Das *Bact. vulgare, coli, fluorescens* aber würden auch ohne Zufuhr solcher eiweiß- oder eiweißähnlicher Stoffe auskommen, z. B. in Lösungen, die als Kohlenstoff-Stickstoffquelle nur Asparagin enthalten, ferner auch auf solchen, welche getrennte Kohlenstoff- und Stickstoffquellen führen, z. B. Zucker und ein Ammoniumsalz. Ja, für manche Formen, wie *Bact. fluorescens*, würde sogar Salpeter als Stickstoffquelle neben einer guten Kohlenstoffquelle genügen. Auch sonst würden sich Unterschiede ergeben: *Bac. putrificus* ist an niedere Sauerstoffspannungen gebunden, die anderen Formen haben eine weite Sauerstofflatitude; um noch eine Erscheinung zu nennen, durch welche solche Bakterien sich unterscheiden lassen und tatsächlich auch häufig unterschieden werden, sei gesagt, daß jene Fäulnisprodukte, die wir erwähnten, nicht von allen gebildet werden. Das Indol tritt bei manchen Spaltpilzen massenhaft auf, bei anderen fehlt es, und da man es an der Rotfärbung, welche seine Lösungen bei Zusatz von Schwefelsäure und etwas Nitrit zeigen, leicht entdecken kann, wird die Untersuchung auf Indol häufig ausgeführt. Bei vielen Bakterien, die aus dem Salpeter des Nährbodens durch Reduktion Nitrit bilden, genügt der Zusatz von Schwefelsäure, um die Färbung hervorzurufen; da Indolbildung bei Zucht von Cholerabakterien auf eiweißhaltigen Nährböden fast nie fehlt, redet man wohl auch von „Cholerarotreaktion“ (vgl. S. 209).

Vielfach würden wir, wie oben schon angedeutet, finden, daß in Kulturen solcher Fäulnisbakterien, die nur Eiweiß oder Pepton als Kohlenstoff-Stickstoffquelle führen, massenhaft Ammoniak in die Luft entbunden wird, zum Zeichen, daß zu viel Stickstoffnahrung, oder was dasselbe sagt, zu wenig kohlenstoffreiche Nahrung geboten wird. Das würde uns nach dem, was wir oben gehört haben, wohl auf den Gedanken bringen, außer Eiweiß oder Pepton noch eine besondere Kohlenstoffquelle, z. B. Zucker, zu bieten, um möglichst gutes Wachstum zu erzielen, und wir würden finden, daß das in vielen Fällen von Erfolg begleitet sein wird. Es würde sich aber bald zeigen, daß infolge des Zuckerzusatzes die Nährlösung bald sauer wird — auch auf diese Möglichkeit haben wir schon hingewiesen — da organische Fettsäuren aus dem Zucker gebildet werden, und wir kommen hier darauf zurück, weil

wir zeigen wollen, daß auch in der Empfindlichkeit gegen Säuren die mannigfachsten Unterschiede bei Fäulnisbakterien bestehen. *Bac. putrificus* ist recht empfindlich, *Bact. coli* nicht, und das würden wir sehen können, wenn wir beide Arten in Mischkultur auf zuckerpeptonhaltigen Böden züchteten: Die bald entstehende Säure würde die erstere Form hemmen, und *Bact. coli* würde bald das Übergewicht erhalten. Bekanntlich nehmen die Mediziner an, daß im menschlichen Darm, wo neben *Bac. putrificus* stets *Bact. coli* in geradezu fabelhafter Menge anzutreffen ist, jener durch die Säurebildung dieses im Schach gehalten und so verhindert wird, schädliche Wirkungen auf den Organismus auszuüben, seinerseits allerdings auch wieder durch andere Arten — echte Milchsäurebildner — daran gehindert werden soll, sich schädliche Wirkungen zu leisten; sahen wir doch, daß er Spaltprodukte von Eiweißkörpern gleichfalls zum Faulen bringen kann.

Betrachten wir nun die Eiweißfäulnis noch nach der enzymatischen Seite hin! Enzyme, die Eiweißkörper zersetzen, und zwar bis zur Bildung von Aminosäuren, heißen Proteinasen; *Bac. putrificus, vulgare, fluorescens*, sind im Gegensatz zu *coli* dazu befähigt, solche auszuscheiden, da sie im Gegensatz zu diesem von Proteinen leben können. Will man Proteinasenwirkung unabhängig von der lebenden Bakterienzelle darstellen, so filtriert man Kulturen eiweißlösender Arten, und läßt das Filtrat nach Zusatz antiseptischer Stoffe auf Eiweißkörper wirken. Diese werden dann zerlegt unter Bildung von Aminosäuren. So wurde u. a. auch die Zerlegung des Käsestoffs der Milch als Enzymwirkung sicher gestellt. Auch die nach dem Tod der Zelle eintretende Selbstzersetzung (Autolyse) ist ein enzymatischer Prozeß, bei dem die Eiweißkörper in Albumosen, Aminosäuren usw. abgebaut werden. Das wurde u. a. für *Bact. fluorescens* nachgewiesen.

Im Gegensatz zu Proteinasen können wir von Peptasenwirkung da sprechen, wo Peptone oder Albumosen gespalten werden. Produkte dieser Peptasenwirkung sind gleichfalls die Aminosäuren. Geht die Zerspaltung noch weiter, so daß daneben freies Ammoniak entsteht, so nennt man die wirksamen Enzyme Aminacidasen. Desamidasen heißen die Enzyme, welche Amide der Aminosäuren, wie Asparagin, in Ammoniak und Aminosäuren zerlegen. Auch diese finden sich, wie wir sahen, in vielen Bakterien; ein weiterer uns schon bekannter Bazillus, der besonders reich an Desamidase sein soll, ist *Bac. mycoides*; aber in allen jenen Kulturen, die Pepton oder verwandte Stoffe als Kohlenstoff-Stickstoffquelle führen und massenhaft Ammoniak entbinden, wovon oben schon die Rede war, dürfen wir die Tätigkeit solcher Aminacidasen und Desamidasen annehmen. Man fand, daß chloroformierte Kulturen des

B. pyocyaneum Asparagin in Asparaginsäure und Ammoniak zerlegt. Mit Äther getötete Proteusbakterien zersetzen Asparaginsäure in Bernstein-, Essig-, Kohlensäure und Ammoniak.[1]) Sodann ist auf eine Gruppe von Enzymen hinzuweisen, die man als Nukleasen bezeichnet. Wir erinnern daran, daß die Nukleoproteide zerfallen in Proteine und Nukleinsäuren (S. 105). Diese Nukleinsäuren werden nun weiter durch die Nukleasen in stickstoffhaltige und stickstoffreie organische Stoffe sowie in Phosphorsäure gespalten. Bei der großen Bedeutung, welche Nukleoproteine auch für Bakterien haben, ist es nicht zweifelhaft, daß auch bei ihnen solche Nukleasen weit verbreitet sind. Bei *Bact. coli* ist ihr Vorkommen nachgewiesen. Schließlich sei an die Gelatineverflüssigung erinnert. Die Bakterien, welche Gelatine zu verflüssigen vermögen, bilden ein Enzym, das wir den eiweißlösenden Enzymen anreihen dürfen, da, wie erwähnt (S. 361), Gelatine ein Albuminoid ist. Wie schon erwähnt, wird häufig die Befähigung bzw. das Unvermögen, die Gelatine zu lösen, oder wie wir jetzt sagen können, ein gelatinelösendes Enzym zu bilden, als unterscheidendes Artmerkmal benutzt. Um nur zwei Beispiele zu nennen, verflüssigt *Bact. coli* die Gelatine nie, *Bact. vulgare* zeigt Verflüssigung. Doch sei daran erinnert, daß die Befähigung zur Gelatinelösung sehr von den Kulturbedingungen abhängt. So ist bekannt, daß gewisse Giftstoffe die Befähigung zur Gelatinelösung hemmen (Karbolsäurezusatz). Auch allzu starke Konzentration des Nährbodens kann diesen Erfolg haben. Ferner hat sich gezeigt, daß Bakterien mit weiter Sauerstofflatitude, d. h. fac. anaerobe Formen, bei Sauerstoffentzug die Gelatine nicht zu verflüssigen vermögen. Untersuchungen, denen zufolge Gelatineverflüssigung gleichwohl stattfinden soll, wenn der Sauerstoffentzug durch Verdrängung der Luft mittels Kohlensäure bewirkt wurde, bedürfen dringend der Nachprüfung. Endlich sei darauf hingewiesen, daß Zuckerzusatz zum Nährboden, z. B. zu Peptongelatine, nicht selten die Befähigung zur Verflüssigung der Gelatine raubt. Man kann dies vielleicht so deuten, daß die Bakterien, wenn ihnen eine so treffliche Kohlenstoffquelle wie der Zucker zur Verfügung gestellt wird, nunmehr die Gelatine nicht mehr verwerten, weil sie überflüssig ist. Falls diese Deutung den Nagel auf den Kopf trifft, liegt hier ein Fall der Elektion von Nährstoffen vor, indem eine Deckung der Gelatine durch den Zucker hervorgerufen wird. Man vergleiche dazu die obigen Ausführungen über elektiven Stoffwechsel (S. 369). Daß die Verflüssigung wirklich enzymatisch ist, läßt sich u. a. dadurch nachweisen, daß Kulturflüssigkeit von

1) Berghaus, Arch. f. Hyg., 1908, Bd. 64, S. 1. Nawiasky, P., Arch. f. Hyg. 1908, Bd. 66, Bd. 209.

Cholerabakterien, die bei 60 Grad getötet sind, die Gelatine gleichfalls spaltet. — Schon aus dieser Betrachtung der Eiweißzersetzung dürfte deutlich hervorgehen, daß nur Verwendung genau bekannter Nährböden es ermöglicht, die Rolle, welche die einzelnen Formen, die in der Natur nebeneinander vorkommen, spielen, genau zu erkennen. So sahen wir am und im faulenden Aas nebeneinander vorkommen Spaltpilze, die wir als Eiweißzehrer bezeichnen dürfen, wie *Bac. putrificus* neben andern, wie *Bact. coli*, die wir als multivor betrachten können, da sie nicht bloß von Eiweißkörpern und deren Abbauprodukten, sondern auch auf kohlenhydratreichen, eiweißfreien Nährböden gut gedeihen. Kurz sei an dieser Stelle noch erwähnt, daß auch streng aerobe Spaltpilze von Eiweiß zehren können (z. B. *B. subtilis*), doch verläuft diese Eiweißzerlegung langsamer, darum unauffälliger, und stinkende Produkte sammeln sich dabei nicht an.

In den ersten Stadien bakteriologischer Ernährungsphysiologie war man der Ansicht, daß alle Bakterien, wie höhere Tiere, unbedingt Eiweiß als Nährstoff bedürften, um ihr Körpereiweiß zu formieren; deshalb mußte die später gemachte Entdeckung, daß deren auch sehr viele ohne Eiweiß im Nährboden, z. B. bei Zufuhr von weinsaurem Ammon als Kohlenstoff- und Stickstoffquelle auskommen, wundernehmen, woher sich erklärt, daß man auch heutigen Tages häufig noch scharf zwischen eiweißfreien und eiweißhaltigen Nährlösungen unterscheidet.

Diese Unterscheidung ist auch durchaus berechtigt, wenn man nicht vergißt, daß innerhalb der beiden Nährlösungsgruppen „eiweißhaltig“ und „eiweißfrei“ alle möglichen Abstufungen vorkommen; andernfalls würde diese Gruppierung zu einem durchaus unberechtigten Schematismus führen. Nicht selten hört man auch von karnivoren und herbivoren Bakterien reden. Als karnivor werden die Eiweißzehrer bezeichnet, weil Eiweißmengen, wie diese sie lieben, besonders in den Leibern von Tieren vorliegen; herbivor wären solche Spaltpilze, die wesentlich von Kohlenhydraten, kombiniert mit anorganischen Stickstoffquellen lebten; diesen gegenüber ständen die multivoren, etwa *Bact. coli*, das sowohl auf eiweißreichen Nährböden wie Tierleichen als auch auf pflanzlichen wie Heudekokt vorkommt. Will man diese Bezeichnung anwenden, so ist vor dem Mißverständnis zu warnen wohl überflüssig, als ob die karnivoren von pflanzlichen Eiweißkörpern keinen Gebrauch machen könnten. Um nur ein Beispiel zu erwähnen, ist auch jener *Bac. Z.*, der für die Erforschung von Reizbewegungen von Bedeutung geworden ist (S. 338), auf eiweißhaltige Nahrung angewiesen, aber aus Erbsendekokt isoliert.

Wenden wir uns nun einigen Fällen der bakteriellen Zerlegung von

Kohlehydraten zu! Zu den beliebtesten Nährstoffen vieler Bakterien gehören lösliche Zuckerarten; so solche, die durch den Besitz von fünf Kohlenstoffatomen im Molekül (Pentosen), sechs Kohlenstoffatomen (Hexosen, wie Traubenzucker), zwölf Kohlenstoffatomen, wie Rohr- oder Malzzucker oder Milchzucker, ausgezeichnet sind. Rohrzucker wird durch ein Enzym, die Sacharase, in ein Molekül Traubenzucker und ein Molekül Fruchtzucker zerlegt, Zuckerarten, die je nur sechs Kohlenstoffatome im Molekül führen. Nur solche Bakterien, welche Saccharase produzieren, können mit Rohrzucker genährt werden, andernfalls muß man die Spaltungsprodukte darbieten. *Bact. pneumoniae* u. a. allerdings soll Rohrzucker ohne Spaltung verarbeiten. Wie Rohrzucker führt auch Malzzucker zwölf Kohlenstoffatome im Molekül, auch er wird zunächst durch ein Enzym, die Maltase, gespalten, und zwar in zwei Moleküle Traubenzucker. Ferner wird der Milchzucker durch die Laktase zerlegt in ein Molekül Traubenzucker und ein Molekül Galaktose, eine Zuckerart, die wir nachher noch kennen lernen werden. Bei allen diesen Spaltungen, das sei nochmals betont, wird zweierlei erreicht, einmal die Formierung von Baustoffen, die der Assimilation verfallen, sodann wird Energie dabei frei, die eventuell von der Zelle als Betriebsenergie verwertet werden kann. Wir dürfen solche organische Stoffe also stets sowohl als Kohlenstoff- wie als Energiequellen bezeichnen — hier allerdings betrachten wir sie nur in ihrer erstgenannten Eigenschaft; die zweite ist Gegenstand des folgenden Kapitels. Als Beispiel einer Zuckerart, die ein noch größeres Molekül hat und mit Erfolg als Nährstoff verwendet wurde, sei die Raffinose[1]) genannt mit 18 Kohlenstoffatomen; sie zerfällt in Traubenzucker, Fruchtzucker und Galactose.

Ganz unmittelbar einleuchtend ist nun die Notwendigkeit solcher Zerlegungen bei Darbietung derartiger Kohlehydrate als Nährstoffe, die wasserunlöslich sind, somit enzymatisch in wasserlösliche Produkte zerspalten werden müssen, z. B. der Stärke (Amylum). Sie ist ein recht guter Nährstoff für recht viele Spaltpilze und wird in künstlichen Nährlösungen gemeiniglich als Stärkekleister geboten. Reis- oder Griesbrei usw. wird häufig als Nährsubstrat für Bakterien, z. B. farbstoffbildende, benutzt. Mit dem Wachstum der Bakterien geht nun eine Verflüssigung des Kleisters Hand in Hand, welche eine durch das Enzym Amylase bedingte Verzuckerung darstellt. Auf die Frage, ob es eine oder mehrere Amylasen gibt, wollen wir hier nicht eingehen.

Für den Haushalt der Natur von besonders großer Bedeutung ist

1) Z. B. Kossowicz, A., Z. f. d. ldwsch. Versuchswesen Österreichs 1907, Bd. 4, S. 404.

die enzymatische Zellulosezerlegung durch Bakterien; wir wollen dieser einige Worte widmen und auch die Bakterien, welche ihr fröhnen, d. h. somit Zellulose als Kohlenstoffquelle zu benutzen belieben, kennen lernen. Im Gegensatz zu Stärke und Zuckerarten, die von vielen Spaltpilzen verwertet werden, dient die Zellulose nur recht wenigen als Nahrung, und von diesen sind nur zwei zunächst ausreichend genau beschrieben. Die Zellulose oder besser gesagt die Zellulosen, denn es gibt deren mehrere, sind bekanntlich Kohlenhydrate, die sich durch ihre außerordentlich große Resistenz gegen viele chemische Eingriffe auszeichnen und darum wohl geeignet erscheinen, ihrer Funktion, Schutzhüllen um das lebende Protoplasma der Zellen höherer Pflanzen auszubilden, nachzukommen. Werden diese Stoffe durch geeignete Mittel, starke Säuren hydrolytisch zersetzt, so werden sie verzuckert, es entsteht Traubenzucker oder auch andere Zuckerarten. Dafür, daß sich nach dem Tod der Pflanzen diese Zellulose nicht anhäuft, sorgen nun neben anderen Mikroorganismen in erster Linie wiederum die Bakterien. Kurz sei erwähnt, daß man luftliebende Spaltpilze, wenn auch bisher nur ungenügend, beschrieben hat, die bei vollem Luftzutritt Zellulose verarbeiten und in gleicher Weise als Nährstoff benutzen wie andere Formen andere Kohlehydrate (*Bact. ferrugineum*). Viel eingehender und wissenschaftlicher beschrieben sind aber aerophobe Bakterien, die dieser Tätigkeit obliegen an solchen Stellen, wo sich Zellulose bei mangelndem Luftzutritt in der Natur anhäuft oder durch Menschenhand angehäuft wird (z. B. im Innern von Misthaufen), oder wo gleichzeitige Anwesenheit anderer luftliebender Formen sie vor allzu reichlicher Durchlüftung schützt. Kloakenschlamm, Mist von Herbivoren usw. sind gleichfalls beliebte Standorte dieser aerophoben Zellulosezerstörer. Will man sie studieren, so verschafft man sie sich hinwiederum durch elektive Kultur: Man löst in Wasser Ammoniumsulfat, Magnesiumsulfat und Kaliumphosphat, um Stickstoffquelle und Nährsalze zu bieten, fügt reines Filtrierpapier, d. h. reine Zellulose, hinzu und impft mit einer Spur Grabenschlamm oder Pferdemist. Hat die Nährlösung eine hohe Schicht, d. h. bietet sie auch aerophoben Formen gute Existenzbedingen, so sieht man, daß nach einiger Zeit lebhafte Gasentwicklung (Kohlensäure, Wasserstoff und Sumpfgas) eintritt, gleichzeitig das Filtrierpapier verschleimt, zerfressen wird, um endlich mehr oder minder zu verschwinden. Hand in Hand damit geht eine Säuerung der Nährlösung, indem Butter- oder Essigsäure entsteht, die durch Zusatz von Kreide abgestumpft werden muß, um das Bakterienleben im Kolben nicht zu vernichten. Man hat nun durch exakte Untersuchungen ermittelt, daß an dieser aerophoben Zellulosezerstörung zwei Bakterienarten beteiligt sind. Beide

sind dünne sporenbildende Stäbchen; die Sporen sind kugelrund und werden an einem Ende der Zelle gebildet. Mikroskopisch auffallende Reservestoffe, wie Iogen, fehlen, was zu vermerken von Bedeutung, da man früher vielfach den iogenführenden *Bac. amylobacter* für den Zerstörer der Zellulose hielt. In physiologischer Beziehung unterscheiden sich beide dadurch, daß der eine, und zwar der etwas größere von beiden, an Gasen neben Kohlensäure nur Wasserstoff, der andere nur Sumpfgas (Methan) bildet. Wenn also in solchen Rohkulturen, wie wir sie oben schilderten, die beiden Gase gebildet werden, so handelt es sich stets um Mischkulturen beider Arten. Impft man nun aus solchen Mischkulturen fortgesetzt in neue gleiche Nährlösungen über, so gewinnt bald der Methanbildner die Oberhand, der Wasserstoffbildner wird allmählich unterdrückt. Wenn man aber bei der ersten Überimpfung das Impfmaterial kurze Zeit ($^1/_4$ Stunde) auf 75° erwärmt, d. h. pasteurisiert, so kann man umgekehrt erreichen, daß der Wasserstoffbildner nunmehr den andern überwuchert und nahezu in Reinkultur arbeitet. Es ist dann auch ersichtlich, daß der Methanbildner viel, der Wasserstoffbildner nur wenig Gas produziert. Man[1]) hat als Namen für die beiden Spaltpilze die Namen *Bac. methanigenes* einerseits, *Bac. fossicularum* andererseits vorgeschlagen.[1])

Wir haben oben gesagt, die Verarbeitung der Zellulose beruhe auf der Tätigkeit eines von den Bakterien ausgeschiedenen Enzyms, und man kann sich auch tatsächlich nicht vorstellen, daß dem anders ist. Immerhin muß betont werden, daß die Isolierung dieses Enzyms, der Zellulase aus den Kulturen bis jetzt nicht gelungen, wie das bei der Amylase, Saccharase u. a. der Fall ist. Das hängt wohl damit zusammen, daß unsere Bakterien dies Enzym nicht überschüssig produzieren, vielmehr nur eben so viel, daß durch seine Tätigkeit genügend Zellulase für ihren eigenen Bedarf hydrolysiert wird. Tatsächlich beobachtet man auch in den Kulturen, daß das Filtrierpapier stets nur da zerfressen wird und verschwindet, wo ihm die Bakterienzooglöen des *Bac. methanigenes* oder *Bac. fossicularum* dicht aufliegen. Diese ökonomische Enzymproduktion hat für unsere Bakterien den Vorteil, daß die aus der Zellulose entstehenden Zuckerarten, die wir als treffliche Bakteriennährstoffe erkannt haben, artfremden Formen nicht zugute kommen. Solche sind vielmehr auf die bei der Zellulosezerstörung entstehenden, oben genannten organischen Säuren angewiesen, die sich an Nährwert mit Zuckerarten im allgemeinen nicht messen können. Immerhin sind sie doch auch brauchbare Bakteriennährstoffe, und so kann man

1) Lehmann und Neumann, Atlas, Text, S. 466.

sagen, daß die Tätigkeit der Zellulosezerstörer schon während deren Leben auch anderen Bakterien zugute kommt, die ihrerseits die Zellulose nicht angreifen können. Über die Bedeutung zelluloselösender Bakterien für den Landwirt vgl. Kap. XIX. Es sei auch auf die Ausführungen über Bakterienkrankheiten der Kulturgewächse verwiesen, Kap. XX.[1])

Neben der Zellulose kommen bekanntlich noch „Korkstoff" und „Holzstoff" als zellhautbildende Substanzen der höheren Gewächse in Frage. Deren Zerstörung durch Mikroben geht uns weniger an, weil die Holzsubstanz wesentlich den Pilzen zum Opfer fällt; es genügt, an den Hausschwamm zu erinnern, über die holzstoffzerstörende Leistung der höhere Kulturpflanzen befallenden *Pseudomonas campestris* vgl. Kap. XX. Über den Abbau des Korkes durch Kleinlebewesen ist überhaupt nichts bekannt. Wir müssen aber noch einen Augenblick verweilen bei einer weiteren Sorte von Zellhautstoffen, den sog. Pektinkörpern, Kohlenhydraten, welche die Mittellamelle der Pflanzenzellen bilden, also als Kittsubstanzen des Zellhautgerüstes bezeichnet werden dürfen, bei deren Zerstörung zwar die Zellen als solche intakt bleiben, aber auseinanderfallen. — Früher wurde der bakterielle Abbau von Zellulose und Pektin vielfach durcheinandergeworfen und verwechselt; heute weiß man, daß Zellulosezerstörer das Pektin verschmähen und umgekehrt. — Es ist klar, daß die Verarbeitung von Pektinkörpern stets erfolgen muß, wenn Pflanzenteile verwesen, aber auch für den Haushalt des Menschen ist sie von Bedeutung bei der sog. Rotte, d. h. dem Vorgang, durch welchen die Fasern von Gespinstpflanzen isoliert werden, bevor sie der fernern Verarbeitung unterzogen werden. Bei dieser Rotte werden die Stengel der Gespinstfaserpflanzen in Wasser oder auf feuchte Äcker usw. gelegt, und es stellt sich ein „Gärungsprozeß" ein, der darin besteht, daß Mikroorganismen, die sich auf den Stengeln ansiedeln, die Pektinstoffe zersetzen und so die Isolierung der Faserbündel vollziehen. Es sind nun recht viele Pilze und Bakterien zur Pektinzersetzung befähigt, hier interessieren uns nur die letzteren, und da ist zunächst zu erwähnen, daß z. B. der schon so häufig genannte *Bac. asterosporus* imstande ist, von Pektinkörpern zu leben, somit auch die Rotte auszuführen. Es ist leicht zu beobachten, wie er, auf Möhrenscheiben gezüchtet, die Mittellamellen der Zellen zerstört, das Gewebe „mazeriert". In der Technik pflegen aber andere Bakterienformen diese Rolle zu übernehmen, deren wichtigste wir kennen lernen wollen. Bei der Rotte des Hanfes wurde als hauptbeteiligt

1) Merker, E., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 578 beschreibt zwei neue kräftige Zellulosezerstörer, die auch parasitisch auf der Wasserpest leben: *Micrococcus cytophagus* und *melanocyclus* (Kap. XX).

ein Bazillus gefunden, der durch seinen Iogengehalt charakterisiert ist, also mit *Bac. amylobacter* verwandt sein dürfte (Kap. XVII). Um die Mittellamellen der Zelle zu lösen, bedarf er der Ernährung mit eiweißartigen Stickstoffquellen, ist also ein „Pepton-Kohlenstoffbakterium". Er ist aerophob und nimmt bei der Sporenbildung Clostridienform an.

Dies Clostridium ist weniger darauf geeicht, die Pektinstoffe des Flachses zu zersetzen, die also offenbar von denen des Hanfes sich unterscheiden. Bei der Flachsrotte wurde statt seiner nachgewiesen ein gleichfalls aerophober Bazillus mit endständigen Sporen. Von anderer Seite wurde als Haupterreger der Flachsrotte ein *Granulobacter pectinovorum* genannt, dem eben geschilderten Bazillus äußerst ähnlich, vielleicht mit ihm identisch, und schließlich wurde noch gefunden *Plectridium pectinovorum*, das sich in den Größenausmaßen von den eben genannten unterscheidet und im Gegensatz zu ihnen auch bei vollem Luftzutritt leben kann, übrigens die Pektinkörper gleichfalls nur dann zerstört, wenn er bei Sauerstoffabschluß lebt; verwendet man ihn also zu diesem Zweck in Reinkultur, so muß man ihm „Begleitbakterien" oder, allgemeiner gesagt, Mikroorganismen mitgeben, die ihn vor Luftzutritt schützen.

Auf Grund der biologischen Erfahrungen erklären sich auch die Maßnahmen, welche die Praxis als empfehlenswert erkannt hat, zur Förderung und zur richtigen Durchführung der Rotte. Man wählt die für die Rotteerreger günstigste Temperatur aus, sorgt ferner dafür, daß das Wasser, in welches die leichtlöslichen Bestandteile aus den Gespinstfaserpflanzen hinausdiffundiert sind, erneuert wird, damit nicht andere, von diesen leichtlöslichen Produkten lebende Spaltpilze die Oberhand gewinnen; man fügt eventuell auch etwas aus einer früheren Rotte stammendes, darum an Rottererregern angereichertes Wasser zu der neuen Rotteflüssigkeit hinzu. Auf weitere praktische Erfahrungen einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Auch bei der Pektinzerstörung wird angenommen und sicher mit Recht, daß die betreffenden Bakterien ein Enzym, „Pektinase", ausscheiden, das die Pektinkörper löst und in Zuckerarten verwandelt; als solche Zuckerarten sind bekannt Galaktose, eine Zuckerart, die auch bei der Hydrolyse des Milchzuckers entsteht (S. 378), ferner Pentosen (z. B. Holzzucker, Xylose), danach sogenannt, weil sie statt 6 nur 5 Atome Kohlenstoff im Molekül haben, und die an dem Aufbau vieler Pflanzenstoffe, Gummiarten u. a. m. hervorragend beteiligt sind u. s. f. Diese Zuckerarten dienen dann als Nahrung der Rotteerreger. — Über die Zerstörung der Pektinstoffe durch Bakterien, die Pflanzenkrankheiten bewirken, vgl. Kap. XX.

Es ist nunmehr mit einigen Worten der Spaltung des Agar-Agars,

gleichfalls eines Kohlehydrates, durch enzymatische Bakterientätigkeit zu gedenken. Agar-Agar ist bekanntlich der Zellhautstoff von Rotalgen (Florideen) und, wie wir schon sahen, in der bakteriologischen Technik vielfach verwendet, weil er im Gegensatz zur Gelatine von den allermeisten Bakterien nicht verändert wird, darum als bloß physikalisch wirkendes, nämlich gallertbildendes Substrat für Nährböden geeignet ist. Als Abweichung von dieser Regel hat man[1]) nun im Seewasser eine Bakterienart mit mehreren Varietäten, *Bact. gelaticum*, nachgewiesen, die den Agar-Agar als Nahrung verwendet; es ist ein flinkes, wahrscheinlich polar begeißeltes Kurzstäbchen. Man kann sie mit Hilfe elektiver Methoden isolieren, indem man eine 3% Kochsalzlösung, in der man Kaliumphosphat, Magnesiumsulfat und Ammoniumchlorid als Nährsalze und Agar als einzige Kohlenstoffquelle löst, mit einigen Tropfen Seewasser impft oder Rotalgendekokte in Seewasser mit einigen kleinen Florideenfetzen beschickt. Züchtet man es nunmehr in Reinkultur auf Agarplatten, so wird der Agar nicht nur unter den Kolonien, sondern stets auch in einiger Entfernung von denselben weich oder fast flüssig und färbt sich mit Jodlösungen nicht mehr violett, wie es unveränderter Agar tut. Hieraus ist zu schließen, daß ein Enzym „Gelase" aus den Zellen in den Agar diffundiert und diesen löst. Agar-Agar besteht im wesentlichen aus einem Kohlenhydrat, der Gelose, und liefert bei chemischen Spaltungen Zuckerarten, vor allem die uns schon bekannte Galaktose. Es gelang auch bei geeigneter Versuchsanstellung, nämlich mittels der „auxanographischen" Methode (S. 70), die Bildung von Zucker aus Agar durch die Tätigkeit des *Bact. gelaticum* sehr wahrscheinlich zu machen: Leuchtbakterien, die, um wachsen und leuchten zu können, der Zuckerzufuhr bedürfen, leuchten nicht, wenn man sie auf Agarplatten aussät, die keine andere Kohlenstoffquelle enthalten; sät man aber neben ihnen auch noch *Bact. gelaticum* aus, so leuchten sie auf, offenbar weil ihnen dieses nunmehr Zucker aus dem Agar zur Verfügung stellt.

Dadurch, daß auch unter dem Einfluß von mit Chloroform abgetöteten Massen des *Bact. gelaticum* die Verwandlung des Agars nachgewiesen werden konnte, war ein weiterer Beweis dafür gegeben, daß diese Veränderung Folge eines auch nach dem Tod der Zellen erhalten bleibenden Enzyms ist. — Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß *Bact. gelaticum* im Meer den Agar-Agar löst und verwertet, was, soweit man bis jetzt weiß, von allen Nicht-Bakterien vielleicht nur noch gewisse Kieselalgen vermögen. Der Chemismus der Agarlösung durch

1) Gran, H., Bergens Mus. Aarb. 1902, Nr. 2.

den genannten Spaltpilz bedarf aber noch weiterer Aufhellung. Der Entdecker des *Bact. gelaticum* nimmt an, daß die Gelose im wesentlichen aus zwei Kohlenhydraten bestehe, deren eines sich mit Jod violett färbt und von *Bact. gelaticum* konsumiert wird, das andere, mit Jod nicht reagierende aber nicht. Durch Kochen soll man letzteres in ersteres verwandeln können. Außer *B. gelaticum* soll noch *B. lactis viscosum*, ein bei der Bereitung des Barsczc, einer polnisch-russischen aus roten Rüben hergestellten Nationalspeise, tätiger Spaltpilz Agar lösen können.[1])

Soweit die enzymatische Kohlenhydratverarbeitung durch Bakterien. Nur ganz kurz gehen wir auf die Spaltung der Fette ein. Als Nährstoffe werden im allgemeinen Fette den Bakterien in künstlichen Nährlösungen selten geboten, doch ist bei ihnen das Vermögen, Fette zu zersetzen und dann als Nahrung zu verwerten, weit verbreitet. Sehen wir doch Fett mit Hilfe des Mikroskops als Reservestoff sehr häufig in der Bakterienzelle auftreten, was uns zeigt, daß Fette mit Leichtigkeit aus anderen Nährstoffen gebildet werden. Behufs Mobilisierung und Verarbeitung der Fette werden sie zunächst in ihre Bestandteile, d. h. Glyzerin einer-, Fettsäuren anderseits gespalten. Dies geschieht bei höheren Pflanzen durch ein als Lipase bezeichnetes Enzym, und solch ein Enzym darf auch für die Bakterienzellen (z. B. *B. fluorescens*), soweit sie Fette verarbeiten, angenommen werden.

Solche von Fett lebenden Spaltpilze sind z. B. im Boden verbreitet, z. T. handelt es sich um Kokken, z. T. auch um Arten, die dem *Bact. fluorescens* nahestehen oder mit ihm identisch sind.[2]) Sie spalten in der oben angegebenen Weise das Fett; die Fettsäuren, die dabei frei werden, verfallen sofort dem weiteren Abbau durch Oxydation und werden zu Kohlensäure und Wasser. So können die verschiedensten Fettsorten, u. a. auch Bienenwachs, zersetzt werden. Züchtet man die Formen in Reinkultur auf Agar, in dem Fett fein aufgeschwemmt zugesetzt ist und der dadurch trüb erscheint, so erscheinen um die Bakterienkolonien bald klare Diffusionsfelder, soweit das Fett verschwunden und in wasserlösliche Produkte übergegangen ist. Man hat für die fettzerlegenden Spaltpilze den physiologischen Namen *Lipobacter* vorgeschlagen; genauere Systematisierung der Formen steht noch aus. Bemerkenswert ist es, daß auch jene im tropischen Boden gefundenen thermophilen Vertreter der Gattung *Bacillus* (S. 251) z. T.[3]) Fett anzugreifen ver-

1) Panek, K., Ref. in K. J. 1905, Bd. 16. S. 428; vgl. auch Biernacki, W., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 166: *Bact. Nenckii*, ein neuer, von getrockneten Malagatrauben isolierter, agarlösender Spaltpilz.

2) de Kruyff, E., Ref. B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 610.

3) de Kruyff, E., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 65.

mögen. Auch in Milch kommen fettverarbeitende Spaltpilze vor. *Bact. lipolyticum* zerlegt Fett und Eiweißkörper der Milch und macht den Rahm ranzig; dieser unerwünschten Tätigkeit arbeiten Milchsäurebakterien entgegen[1]).

Endlich ist noch eines wichtigen Zellhautstoffes zu gedenken, des Chitins, aus dem die Zellhaut der meisten Pilze zum großen Teil besteht, das außerdem bekanntlich auch im Tierreich eine gewaltige Rolle spielt. Wir haben schon bei Behandlung der chemischen Zusammensetzung der Bakterienzellwände davon gesprochen (S. 99). Das Chitin ist ein sehr widerstandsfähiger Stoff, der aber gleichwohl bestimmten Bakterien, dem danach so genannten *Bact. chitinovorum*, zum Opfer fällt und als Nahrung dient; es handelt sich um ein aerophiles, lateral begeißeltes Stäbchen, das zuerst aus Ostseewasser gewonnen wurde. Chitin ist ein Körper, den der Chemiker in Essigsäure und Glukosamin, einen stickstoffhaltigen Abkömmling des Traubenzuckers, zerfällen kann. Es kann dem *Bact. chitinovorum* als Stickstoff- und Kohlenstoffquelle zugleich dienen; verwendet man Nährlösungen, die außer Chitin nur Kaliumphosphat und Magnesiumsulfat enthalten, so sind diese elektiv für den genannten Spaltpilz. Als Impfmaterial kann etwas faulige Pilzmasse, z. B. von einem Hutpilz dienen. Der mikroskopische Anblick solcher Kulturen zeigt uns, daß *Bact. chitinovorum* entweder in Form von dichten Zooglöen den Chitinhäuten anliegt oder aber die Flüssigkeit durchschwärmt, im letzteren Fall von den Abbauprodukten des Chitins lebend. Über die Art und Weise, wie sich der bakterielle Abbau vollzieht, ist nichts Näheres bekannt, nur Ammonansammlung in den Nährlösungen konnte nachgewiesen werden; offenbar wurden die andern Spaltungsprodukte alsbald nach ihrer Entstehung sofort weiter verarbeitet. Daß ein Enzym, die „Chitinase", das Chitin angreift, kann keinem Zweifel unterliegen, wenn es auch bisher von der lebenden Bakterienzelle noch nicht getrennt werden konnte. Läßt man solche Nährlösungen, die nur Chitin als Kohlenstoff-Stickstoffquelle enthalten und mit *Bact. chitinovorum* beimpft wurden, längere Zeit stehen, so entwickelt sich nach einiger Zeit eine sehr bunte Mikroflora und Fauna verschiedener Wesen, die nicht direkt vom Chitin zehren können, denen also die abbauende Tätigkeit des *Bact. chitinovorum* zugute kommt.

Auch von *Streptothrix odorifera*, einer im Boden sehr häufigen Strahlenpilzart (S. 198), die Erregerin des „Erdgeruches" ist, wird gesagt, daß sie das Chitin der Pilzzellmembranen als Nährstoff benutze, was aber noch zu beweisen ist.[2])

1) Huß, H., B. C. II 1908, Bd. 20, S. 474.
2) Störmer, K., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 282.

Sehr instruktiv ist es endlich, die Beziehungen der Bakterienwelt zu recht einfachen organischen Stoffen, z. B. der Ameisensäure, zu betrachten. Wir haben schon vorhin gehört, daß das *Bact. methylicum*[1]), ein im Boden, z. B. in Japan, ferner auch im Meer verbreiteter Spaltpilz, gedeiht, wenn ihm Ameisensäure als Natriumsalz neben anorganischen Nährsalzen als einzige Kohlenstoffquelle geboten wird. Auch Formaldehyd sowie Holzgeist soll diese Art als Nährstoff verwerten können. Andere Arten, welche Ameisensäure angreifen, erhält man dann, wenn man außer ihr noch eine organische Stickstoffquelle, Pepton, bietet. In solchen Lösungen gezüchtet, verarbeiten viele Spaltpilze, harmlose und pathogene, die genannte Säure, weitaus am kräftigsten jedoch eine Art, die man aus altem, abgelagertem Dünger gewonnen und mit vorbildlicher Genauigkeit geschildert hat: Das *Bact. formicicum*[2]), ein begeißeltes, meist kurzes Stäbchen, wächst und zerlegt die Ameisensäure entweder bei Luftzutritt oder auch unter anaeroben Bedingungen; letzteres aber nur dann, wenn ihm Fleischbrühe als Medium geboten wird; bei Peptonzufuhr ist es streng aerob. Die Ameisensäure wird, soweit sie nicht von unserem Spaltpilz anderweitig verwertet wird, zerlegt in Wasserstoff und Kohlensäure; die Kulturen zeigen also reichliche Gasbildung; züchtet man ihn auf Agar und bietet man die Ameisensäure als Kalksalz, so verkalkt jede Kolonie bald, indem der ameisensaure in den unlöslichen, darum ausfallenden kohlensauren Kalk übergeht. Andere organische Säuren, wie Oxal-, Essig-, Buttersäure, werden nicht von dieser Form angegriffen — sie ist also mit Bezug auf organische Säuren ein „Spezialist" —, wohl aber wächst sie bei Darbietung mancher Kohlehydrate (Traubenzucker) und Alkohole, z. B. Mannit oder Dulzit, wobei sie Alkohole, z. B. Äthylalkohol, und organische Säuren produziert. Züchtet man sie ohne Zufuhr von Ameisensäure bei alleiniger Zufuhr von Pepton als Kohlenstoff-Stickstoffquelle, so werden sehr bald stinkende Fäulnisprodukte gebildet; diese entstehen viel später bei gleichzeitiger Darbietung von ameisensaurem Salz. Dies übt also eine schützende Wirkung auf das Pepton aus — so haben wir hier wiederum einen Fall von Elektion organischer Nährstoffe. — Inwieweit die Ameisensäure dem *Bact. formicicum* Bausteine für den Zellaufbau und die Zellvermehrung liefert oder nur zerlegt wird, um die Energie zur Assimilation des Peptons zu beschaffen, entzieht sich unserer Kenntnis, wie so oft, wenn mehr als eine Kohlenstoffquelle zur Verfügung steht.

1) Loew, O., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 462.

2) Omelianski, W., B. C. II, 1903, Bd. 11, S. 177; vgl. auch Franzen, H. und Greve, G., Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 246.

Daß derartige, zunächst in rein wissenschaftlicher Hinsicht gewonnene Ergebnisse auch der leidenden Menschheit zugute kommen können, lehrt die Erfahrung, daß man manche pathogene Arten durch ihr Verhalten gegen ameisensaure Salze unterscheiden kann: züchtet man *Bact. typhi, coli, paratyphi, dysenteriae* und *faecalis alcaligenes* in Peptonfleischwasser mit einem Zusatz von $^1/_2\%$ ameisensaurem Natron, so zerlegen nur die *coli-* und *paratyphi*-Bakterien das letztgenannte Salz unter Gasentwicklung, alle andern nicht.[1])

1) Omelianski, W., B. C. H, 1908, Bd. 14, S. 673.

Kapitel XIV.

Die Dissimilationserscheinungen heterotropher Bakterien.

Wir kommen nunmehr zur Behandlung der Dissimilation der Bakterien, d. h. der Atmungsvorgänge im weitesten Sinne des Wortes. Die Dissimilation ist die Summe aller abbauenden Prozesse, durch welche Energie, „Betriebskraft", zur Unterhaltung der Lebensprozesse entwikkelt wird. Wie wir schon früher hervorgehoben haben, sind diese Dissimilationsprozesse von derselben prinzipiellen Bedeutung für die Pflanzenzelle wie die Kohlenverbrennung für die Dampfmaschine; somit ist es klar, daß nur solche Stoffe der Dissimilation verfallen können, die mit freier Energie begabt sind. Für unsere zunächst folgenden Ausführungen handelt es sich dabei nur um Kohlenstoffverbindungen; inwieweit auch anorganische Stoffe dem Zwecke der Atmung dienen können, soll erst später bei Besprechung des autotrophen Stoffwechsels erörtert werden (Kapitel XVI). Bieten wir unsern heterotrophen Bakterien organische Kohlenstoffverbindungen in der Nährlösung, so sind solche also entweder als Bausteine für das Protoplasma, seine Organe und Einschlüsse von Bedeutung oder aber als Energiequelle, indem sie Material zur Veratmung liefern. Das alles haben wir oben schon gehört, ferner auch, daß man diese beiden Funktionen nicht streng scheiden kann, insofern als Stoffumwandlungen beiden Zwecken, der Beschaffung von Baumaterial und der Beschaffung von Betriebsenergie gleichzeitig dienen können.

Im übrigen wissen wir schon, daß die Dissimilationsvorgänge verschieden sind, je nachdem wir luftliebende Bakterien vor uns haben oder solche, die ohne Luft gedeihen. Im letzteren Falle kann es sich begreiflicherweise nur um Stoffwechselerscheinungen ohne Eingriff des freien Sauerstoffs handeln; wir werden gleich hören, daß in diesem Falle gebundener Sauerstoff die Rolle des freien übernimmt, während bei luftliebenden Formen neben den mit Hilfe von gebundenem Sauerstoff verlaufenden Stoffumsetzungen auch solche vor sich gehen, die durch Mitwirkung des freien Sauerstoffs gekennzeichnet sind.

Betrachten wir nun die Dissimilation zuerst vom chemischen Standpunkt, indem wir den damit verbundenen Stoffwechsel genauer präzisieren, und sodann vom energetischen Standpunkt, indem wir nach dem Kraftwechsel fragen, der mit der Dissimilation verknüpft ist.

Wir behandeln zuerst aerobe Formen, da diese das Verständnis der anaeroben erleichtern. Jedermann weiß, daß das für die äußerliche Betrachtung am meisten auffallende chemische Merkmal der Atmung der Gaswechsel ist, nämlich die Aufnahme von Sauerstoff und die Aushauchung von Kohlensäure und Wasser. Diesen Gaswechsel können wir auch bei aeroben Bakterien nachweisen und wollen ihn zunächst in den Vordergrund der Betrachtungen stellen. An ihm kann man die Stärke der Atmung messen, allerdings nur bis zu einem gewissen Grad; denn wir werden noch hören, daß Teilprozesse des Atmungsvorganges auch bei Aeroben ohne Ausscheidung von Kohlensäure verlaufen können, z. B. wenn bei der Atmung keine Kohlen-, sondern organische Säuren (vgl. unten) entstehen. Man findet, daß er zur Zeit des kräftigsten Wachstums von Bakterienkulturen am intensivsten verläuft, was ja ohne weiteres begreiflich erscheint.[1]) Man findet ferner, daß man durch geeignete Mittel, günstige Nährstoffe, Reizmittel, Giftspuren die Atmung steigern kann. In dem einzelnen Falle müssen hierbei besondere Untersuchungen zeigen, ob eine derartige Atmungssteigerung darauf beruht, daß die einzelne Zelle stärker atmet, oder darauf, daß die Zellvermehrung begünstigt wird und nunmehr eine größere Zahl von Zellen sich an der Unterhaltung des Gaswechsels beteiligt.[2]) Bekannt ist auch die Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur. Mit steigender Temperatur steigt die Atmung so lange, als durch die Temperaturerhöhung keine Schädigung der Zellen bewirkt wird; wir begnügen uns hier mit dieser Andeutung, da derartige Fragen, soviel sie auch bei anderen Pflanzen bearbeitet worden sind, in der Spaltpilzkunde ziemlich stark vernachlässigt wurden, also viel Sicheres darüber nicht bekannt ist. Das gilt auch für den sog. Atmungsquotienten, d. h. das Verhältnis des ausgehauchten Kohlensäurevolumens zum aufgenommenen Sauerstoffvolumen ($CO_2 : O_2$). Dieser Quotient beträgt nicht selten etwa 1. Das wurde z. B. ermittelt an Kulturen des *Azotobacter*[3]), d. h. eines luftliebenden Spaltpilzes, und wenn wir annehmen, daß bei der Atmung Kohlehydrate, etwa Zucker, glatt oxydiert werden, so muß dem auch so sein, wie die Chemie uns lehrt. Dem entsprechend ändert sich auch die Größe dieses Quotienten,

1) Vgl. auch Riemer, Arch. f. Hyg., 1909, Bd. 71, S. 131.

2) Butjagin, P. W., B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 215.

3) Krzemieniewski, S., Bull. de l'ac. d. sc. Cracovie, Cl. math. nat. 1908, S. 929.

wenn andere Nährstoffe dargeboten werden. Bei Ernährung mit Mannit ist bei *Azotobacter* der Quotient etwas kleiner als bei Zufuhr von Zucker. Wir ersehen schon aus diesem Beispiel, daß die Atmung ein und desselben Spaltpilzes nicht auf fest bestimmten Geleisen verläuft, sondern mit den Lebensbedingungen wechselt.

Welchen Wert wird nun der Atmungsquotient annehmen, wenn wir unsern aeroben Bakterien in Gedanken den freien Sauerstoff allmählich entziehen? Der Versuch würde ergeben, daß zunächst bei geringer Herabminderung des Sauerstoffgehaltes der Quotient unverändert bleibt. Daß er aber wächst, sobald Sauerstoffmangel sich fühlbar macht und daß er, wenn gar kein Sauerstoff mehr zur Verfügung steht, unendlich groß wird, m. a. W. die Kohlensäurebildung wird bei Sauerstoffentzug nicht sofort eingestellt, sondern dauert zunächst noch an. Die Dissimilation der Aeroben, der diese Kohlensäureproduktion ohne freien Sauerstoff zu verdanken ist, wurde zunächst bei höheren Pflanzen auch als „intramolekulare" Atmung bezeichnet; diese tritt also bei Luftmangel an Stelle der Sauerstoffatmung. In chemischer Beziehung ist die intramolekulare Atmung folgendermaßen zu verstehen. Im einfachsten Fall besteht sie in einem Zerfall irgendwelcher organischer Stoffe des Zellinnern in einen total oxydierten, mit Sauerstoff gesättigten Stoff, nämlich die Kohlensäure, die nach außen tritt, und einen anderen, welcher, wie unmittelbar daraus folgt, sauerstoffärmer als der zerfallende Stoff ist und sich innerhalb der Zellen ansammelt und in ihrer Umgebung. Man kann somit auch sagen, der Sauerstoff wird innerhalb der Moleküle des zu zerfällenden Stoffes umgelagert; daher der Name intramolekulare Atmung. Der bekannteste Spezialfall dieser Atmung ist die sog. alkoholische Gärung des Zuckers, bei welcher dieses Kohlehydrat in ein oxydiertes Produkt, die Kohlensäure, und in ein reduziertes, den Alkohol, zerfällt. Bei höheren Pflanzen kann nun die bei Sauerstoffentzug eintretende intramolekulare Atmung tatsächlich eine alkoholische Gärung vorstellen. Bei aeroben Bakterien mag das in bestimmten Fällen auch zutreffen. In anderen Fällen dürften aber andere, wenn auch in ihrem Endeffekt prinzipiell gleiche Stoffzerspaltungen die intramolekulare Atmung vorstellen, die keineswegs immer von Zucker auszugehen brauchen, und es ist wahrscheinlich, daß oft neben der intramolekularen Atmung noch andere energieentwickelnde Stoffspaltungen, die keine Kohlensäure liefern, verlaufen. Man vergleiche die Behandlung der Milchsäuregärung im folgenden Kapitel.

Wie lange nun diese Kohlensäureausscheidung aerober Arten im sauerstoffreien Raum anhält, ist je nach den Arten, die man vor sich hat, ganz verschieden und übrigens bei Bakterien gleichfalls noch sehr

wenig untersucht. *Azotobacter* z. B. stellt ohne Sauerstoff seine Kohlensäurebildung sehr schnell ein, ist also kaum zu einer intramolekularen Atmung, die das Gas liefert, befähigt. Doch kann er, wie weitere Versuche gezeigt haben[1]), viele Wochen ohne jegliche Spur freien Sauerstoffs am Leben bleiben, offenbar im latenten Lebenszustand, ohne zu wachsen, oder sonstige Prozesse zu unterhalten, die als Quellen einer Betriebskraft Kohlensäure liefern. Ob unsere Form nicht vielleicht bei Sauerstoffausschluß Dissimilationsvorgänge unterhält, die ohne Kohlensäureabgabe verlaufen, wäre noch zu untersuchen.

Über die Beziehungen der Sauerstoffatmung zur intramolekularen Atmung kann man verschiedener Meinung sein. Man kann annehmen, daß beide Prozesse keinen gemeinsamen Ausgangspunkt haben, daß vielmehr die intramolekulare Atmung als ein Vorgang sui generis an Stelle der normalen Atmung trete beim Entzug des Sauerstoffs. Richtig ist aber wohl, auch für die Spaltpilze die Anschauung[2]), die heutigen Tages bei höheren Pflanzen fast allgemein angenommen wird, daß beide Prozesse recht eng miteinander verknüpft sind. Bei höheren Pflanzen wird nämlich auch bei Gegenwart von Sauerstoff die Atmung eingeleitet durch einen Prozeß, welcher der intramolekularen Atmung gleicht oder richtiger deren ersten Phasen, d. h. nicht ganz bis zur Alkoholbildung, sondern nur zur Bildung von Vorstufen des Alkohols führt; und diese Vorstufen über deren Wesen sich die Forscher noch streiten, sind es nun, die nach Maßgabe ihrer Entstehung den freien Sauerstoff in den Stoffwechsel hereinbeziehen und von ihm „aufoxydiert“ werden. Hiernach wird also die Sauerstoffatmung durch intramolekulare Atmung sozusagen eingeleitet und bedingt. So läßt sich auch verstehen, daß die Stärke des Sauerstoffkonsums aerober Arten nicht durch die Menge zutretenden Sauerstoffs bewirkt wird, sobald solcher nur überhaupt in zureichendem Maße gegenwärtig ist, vielmehr durch die Menge der in der intramolekularen Atmung gebildeten und weiter zu oxydierenden Produkte. Man wird nun wohl annehmen dürfen, daß auch bei aeroben Spaltpilzen Sauerstoffatmung und intramolekulare Atmung zwei Prozesse sind, die den gleichen Ausgangspunkt haben, die also mit den gleichen Stoffzertrümmerungen einsetzen — identische Nahrungszufuhr mit wie ohne Sauerstoffzutritt vorausgesetzt.

Wenn nun aerobe Spaltpilze nicht dauernd ohne Sauerstoff sich vermehren können, so beruht das weniger darauf, daß die intramoleku-

1) Keutner, J., Wiss. Meeresuntersuchung. Kiel, N. F. 1904, Bd. 8.

2) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie I; Jost, L., Pflanzenphysiologie; Nathansohn, A., Stoffwechsel, dort Literatur.

lare Atmung für sich allein ihnen nicht genug Betriebsenergie liefern kann, als besonders darauf, daß ihre Produkte, oder einige oder einer derselben, die normalerweise durch den Sauerstoff weiter verbrannt werden, schädlich sind, und wenn sie sich bis zu einem gewissen Grad ansammeln, tödlich wirken.

Soweit die aeroben Bakterien. Das Verständnis derselben Erscheinungen bei den anaeroben ist nun hiernach verhältnismäßig leicht, wenngleich betont werden muß, daß auch hier die Kenntnisse im einzelnen bei dem heutigen Stand der Wissenschaft äußerst mangelhafte sind.

Was zuerst die sog. fakultativ Anaeroben angeht, die also sowohl mit wie ohne Sauerstoffzutritt leben können, so verläuft deren Atmung bei Sauerstoffzutritt im Prinzip ganz ebenso wie die der Aeroben: Sie unterhalten ohne Sauerstoffeingriff verlaufende Stoffzertrümmerungen, welche Kohlensäure liefern, neben dieser entstehen dann aber auch hier reduzierte Stoffe, die sauerstoffgierig sind und durch diesen oxydiert werden. Wenn nun aber die Luft ausgeschlossen wird, so unterbleiben die letztgenannten Oxydationen, die Dissimilation beschränkt sich dann auf Stoffzertrümmerungen, die ohne Sauerstoff verlaufen und die wie die intramolekulare Atmung höherer Pflanzen oxydierte Produkte, Kohlensäure, daneben reduzierte Stoffe liefern; als solcher fällt uns in diesen Fällen neben anderen z. B. der Wasserstoff auf. Zum Unterschiede von den Aeroben genügen diese ohne Sauerstoff erfolgenden Dissimilationen auf die Dauer, um Betriebsenergie zu liefern, die bei ihr entstehenden Produkte sind den Zellen also nicht schädlich, jedenfalls nicht schädlicher als viele andere Stoffwechselprodukte auch. Sahen wir doch, daß die fakultativ anaeroben Spaltpilze dauernd ohne Sauerstoff gedeihen können, während dies für die Obligataeroben nur für kurze Zeit zutrifft. Diese könnten also, im Gegensatz zu jenen auch als temporär anaerob bezeichnet werden.

Was nun endlich die obligat Anaeroben anlangt, so dissimilieren sie im Prinzip ebenso wie die fakultativ Anaeroben ohne Sauerstoff, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß der freie Sauerstoff für sie schon in geringen Konzentrationen giftig ist. Umfangreiche Oxydationen durch den freien Sauerstoff werden also hier nie durchgeführt. Stoffzersetzungen ohne Sauerstoffzutritt genügen unter allen Umständen, um die Betriebsenergie zu liefern. Geringe, übrigens spezifisch verschieden große Mengen von Sauerstoff, das haben wir früher schon gehört, schaden nichts und werden, soweit man weiß, auch von allen obligat Anaeroben in den Stoffwechsel bezogen, d. h. zu geringfügigen Oxydationen verwendet. An Gasen hauchen die obligat Anaeroben gleichfalls Kohlensäure aus, daneben in größeren oder geringeren Mengen

nicht total oxydierte Gase, zumal Wasserstoff, der oft in verhältnismäßig gewaltigen Mengen entsteht. Auch Sumpfgas kann gebildet werden, wie wir schon bei der Vergärung der Zellulose im vorigen Kapitel gehört haben, ferner andere gasförmige Verbindungen.

Um die Behandlung der chemischen Seite der Bakteriendissimilation zu vervollständigen, fragen wir nun nach den Stoffen, welche veratmet werden. Von vornherein ist klar, daß sie in letzter Linie den in der Nährlösung gebotenen Stoffen entstammen müssen, aus denen die Bakterienzelle die eigentlichen Atmungsstoffe auf diese oder jene Weise formt, und wir haben auch schon gehört, daß nötigenfalls die einen Stoffe die andern vertreten können; wenn z. B. ein Spaltpilz für gewöhnlich Kohlehydrate veratmet, so können bei Mangel an solchen auch Alkohole, Eiweißkörper, Aminosäuren usf. diesem Zweck dienen.

Es gibt auch eine Lehre, die annimmt, daß die Eiweißkörper der lebenden Substanz selbst dauernd unter Kohlensäurebildung zerfallen und daß das Atemmaterial zu ihrem Wiederaufbau diene. Doch ist diese Anschauung unbewiesen; soviel ist ja allerdings, wie eben gesagt, richtig, daß ein Teil der Atmungskohlensäure dem Zerfall von Eiweißstoffen und deren Spaltungsprodukten entstammen kann; doch fehlen uns sämtliche Anhaltspunkte für die Annahme, daß dies Bestandteile des lebenden Protoplasmas und kein totes Reserveeiweiß sei. Zwar wird auch von Forschern, die den dauernden Zerfall lebender Substanz ablehnen, die Meinung vertreten, daß im Hungerzustand lebendes Protoplasma angegriffen werde mangels andern Atemmaterials; die Frage ist aber kaum exakt zu behandeln, da man mikroskopisch lebendes Protoplasma und totes Eiweiß nicht unterscheiden kann.

Viel umstritten ist nun das Problem, durch welche Mittel das lebende Protoplasma diese Stoffe zertrümmert und veratmet. Handelt es sich doch um derartige Stoffe, die unabhängig vom lebenden Protoplasma beständig sind oder doch nur äußerst langsamer Zerstörung anheimfallen. Hier sollen nun auch die Enzyme helfen. Man hat nachgewiesen, daß Enzyme gerade bei den Atmungsvorgängen eine gewaltige Rolle spielen, und zwar handelt es sich dabei stets um Endoenzyme, die also im Innern der Zelle ihre Tätigkeit entfalten. Daß es Enzyme sind, welche jene Atmungsvorgänge im Dienste der Zellen unterhalten, ist leicht begreiflich, weil es ja für die Enzyme charakteristisch ist, daß sie Stoffzersetzungen beschleunigen, und eben die Beschleunigung der Stoffzerlegung gilt es ja zu erklären. Übrigens muß offenbar die Tätigkeit dieser Atmungsenzyme eine recht vielseitige sein, oder richtiger ausgedrückt, die Zelle muß über eine große Zahl verschiedener, spezi-

fisch wirkender Atmungsenzyme verfügen, da, wie oben ausgeführt, die Atmung keineswegs ein einfacher Vorgang ist, sondern je nach den Ernährungsbedingungen wechselt.

Man wird auch kaum leugnen können, daß gerade die Tatsache, daß u. a. auch solche Stoffe veratmet werden können, die gewöhnlich diesem Zweck nicht dienen, der Enzymtheorie der Atmungsvorgänge gewisse Schwierigkeiten bietet, da sie uns zu der Annahme zwingen, daß die lebende Zelle über Enzyme verfüge und diese auch je nach Bedarf zu einer gewaltigen Umsetzungstätigkeit veranlasse, deren sie sich sonst gar nicht oder nur in sehr bescheidenem Maße bedient. Wir werden bei der Besprechung der Gärungen dieser Schwierigkeit wieder begegnen.

Man schließt auf die Tätigkeit von Atmungsenzymen, weil es gelungen ist, manche Dissimilationsprozesse auch durch abgestorbene Bakterienkulturen, z. B. solche, die man unter Azeton, Toluol oder noch andere Mittel gesetzt hat, bewirken zu lassen. Da wir später noch auf die mit den Atmungsenzymen nahe verwandten Gärungsenzyme zu sprechen kommen, wollen wir an dieser Stelle nur noch soviel sagen, daß man unter den ersteren einmal solche, die Stoffspaltungen ohne freien Sauerstoff, und sodann solche, die Oxydationen beschleunigen, wird unterscheiden müssen. Zu den ersteren gehört als das bekannteste die Zymase, welche die intramolekulare Atmung und alkoholische Gärung bewirkt, die anderen nennt man Oxydasen. Wie in andern Pflanzen, so hat man auch in Bakterien Oxydasen nachweisen können, die „postmortale Oxydationen" bewirken. Die Schwierigkeit, solche als Erreger der Sauerstoffatmung hinzustellen, besteht aber darin, daß die Oxydasen, die man hat nachweisen können, nicht das übliche Atemmaterial der Zellen, sondern bestimmte aromatische Stoffe zu oxydieren vermögen. Hierher gehört z. B. die sog. Tyrosinase, welche Tyrosin zu einem schwarzbraunen Körper oxydiert; diese Oxydase wird z. B. von *Bact. putidum* und *phosphorescens*, auch von dem danach sogenannten *Actinomyces chromogenes* gebildet[1]), und ähnliche Vorkommnisse wären noch in großer Zahl zu erwähnen. Es wird nun angenommen, daß solche aromatische Körper, die als Chromogene bezeichnet werden, bei der Atmung durch die Oxydasen in jene gefärbten Produkte verwandelt würden, und daß diese nun ihrerseits Sauerstoff an die zu veratmenden Stoffe übertrügen, wobei sie unter Reduktion wieder in jene Chromogene zurückverwandelt würden, worauf das Spiel von neuem beginnen soll. Wir beschränken uns auf diese Hinweise; es handelt sich in diesen

1) Lehmann, K. B., und Sano, Arch. f. Hyg. 1908, Bd. 67, S. 99.

Fragen um sehr interessante Hypothesenkomplexe, die wir soeben gestreift haben, aber nicht um Tatsachen, die zum gesicherten Besitzstand der Wissenschaft gehören.

* * *

Unsere Ausführungen über die Frage, welche Stoffe direkt oder indirekt der Veratmung verfallen, wären äußerst unvollständig, wenn wir nicht nochmals darauf zurückkämen, daß die genauere Kenntnis der jeweiligen Lebensbedingungen für die exakte Beantwortung dieser Frage von Bedeutung ist. Das wird z. B. dann deutlich, wenn man die Anaeroben und zumal die fakultativ Anaeroben auf ihre Ansprüche hin untersucht. *Bacterium vernicosum*[1]), ein aus amerikanischem Baumwollsaatmehl isolierter Spaltpilz, gedeiht anaerob nur bei Zuckerzufuhr. Für *Bacterium coli, pneumoniae, proteus*, ferner für das Bakterium der Schweinepest ist schon längere Zeit bekannt, daß sie bei Luftzutritt in gewöhnlichem Fleischwasser gut wachsen können, beim Abschluß der Luft aber zu ihrem Gedeihen einen Zuckerzusatz erheischen. *Bacillus asterosporus, Bacterium prodigiosum, coli, proteus, cloacae* gedeihen bei Luftenzug auf Pepton mit Nährsalzen nur dann, wenn man ihnen außerdem Zucker zur Verfügung stellt. Statt des Zuckers kann man den letztgenannten Formen auch Mannit, nicht aber andere Alkohole, wie Erythrit oder Glyzerin, als Ersatz für Zucker bieten. Auch die meisten organischen Säuren sind nicht geeignet, das anaerobe Leben zu unterhalten. Eine sonderbare Ausnahme macht die Apfelsäure, die dazu tauglich ist, und die Zitronensäure, letztere allerdings nur für manche der genannten Arten.[2]) Somit sind die fakultativ anaeroben Bakterien bei Luftentzug anspruchsvoller als bei Luftzutritt und, ebenso scheint es für manche streng anaerobe Arten zu gelten, daß sie häufig gut nährende Kohlehydrate oder verwandte Stoffe außer einer geeigneten Stickstoffquelle und Nährsalzen bedürfen. Eine Ausnahme machen die echten Fäulnisbakterien, *Bacillus putrificus* z. B., die auf Pepton auch ohne Zuckerzugaben bei Luftentzug gut gedeihen. Ebenso wird vom Tetanuserreger, Rauschbrandbazillus, vom *Bacillus botulinus*, sowie von Buttersäurebakterien angegeben, daß sie auf gewöhnlicher schwach alkalischer Nährgelatine oder Agar bei Luftabschluß ohne Zucker ebensogut als mit Zucker wachsen.[3]) Bei Zuckerzusatz tritt die Sporenbildung früher ein, was wohl mit der dann erfolgenden Säuerung des Nährbodens zu-

1) Zopf, W., Beitr. z. Kenntn. nied. Organismen, 1892, H. 1.
2) Ritter, G., B. C. II, 1907, Bd. 20, S. 21.
3) Lentz, O., B. C. I, Or. 1910, Bd. 53, S. 358.

sammenhängt. Das im vorigen Abschnitt bereits genannte *Bacterium formicicum* bietet endlich einige interessante weitere Belege für diese Frage. Bei Ernährung mit Traubenzucker, Milchzucker, Galaktose, Mannit kann es anaerob gedeihen, nicht aber bei Darbietung von Rohrzucker. Wir hörten ferner schon, daß es ameisensaure Salze bei Luftabschluß nur dann zerlegt, wenn es in Fleischbrühe, nicht aber, wenn es in Peptonlösungen gezüchtet wird.

Wächst es somit bei Luftentzug nicht in Peptonlösungen, die ameisensaures Kalzium enthalten, so lehrt doch die Erfahrung, daß solche Kulturen, wenn sie einmal bei Luftzutritt angewachsen sind, nachher auch bei Luftabschluß die Zerlegung der Ameisensäure zu Ende führen. Ist also auch kein Wachstum bei Luftabschluß möglich, so doch diese Stoffzerspaltung. Dies lehrt uns, daß Stoffzersetzung und Wachstum, die gewöhnlich eng und unzertrennlich miteinander verknüpft sind, doch auch bei geeigneter Versuchsanstellung getrennt voneinander dargestellt werden können, wie es denn ja auch zwei begrifflich getrennte Vorgänge sind. — Die Frage, inwieweit der Bedarf an stickstoffhaltigen Nährstoffen eine Verschiebung durch das Maß des Luftzutrittes erfährt, wird später behandelt werden, wenn wir auf die Denitrifikationserscheinungen zu sprechen kommen werden.

Nach dieser Behandlung des Atemmaterials werfen wir noch einen kurzen Blick auf einige wichtigere Endprodukte der Atmung. Als solche haben wir schon Kohlensäure und Wasser, die nie fehlenden Produkte vollkommener Verbrennung stickstoffreier organischer Stoffe, genannt. Es stünde nichts im Wege, z. B. auch das Ammoniak, welches häufig entbunden wird bei der Veratmung von Eiweißkörpern, und bei der Zerlegung (Desamidierung) von Aminosäuren auch als ein Endprodukt der Atmung zu bezeichnen, außerdem treten aber, wie wir schon wissen, auch noch viele andere Produkte auf; wir nannten schon den Wasserstoff, ganz besonders häufig aber sind Produkte unvollständiger Verbrennung, organische Säuren, Ameisen-, Essig-, Oxal-, Milch-, Buttersäure usw. Diese verbleiben innerhalb der Bakterienzelle oder sammeln sich in der Nährlösung an. Auch verdampfen sie, wenn sie flüchtig sind, und können dann an dem charakteristischen Geruch vieler Bakterienkulturen mitbeteiligt sein. Sie stellen entweder Exkrete vor, die nicht mehr in den Stoffwechsel übernommen werden, allenfalls als Kampfstoffe dienen, oder aber sie können später auch wieder von den Zellen resorbiert und weiter bis zu Kohlensäure und Wasser veratmet werden, auch nach anderweitiger Umformung als Baustoffe für die Zellen dienen. Sie finden sich entweder frei vor oder, falls Zellsaft oder Nährlösung neutral oder alkalisch reagieren, als Salze. Betrachten wir nun einige charak-

teristische Fälle von Bildung organischer Säuren im dissimilatorischen Stoffwechsel, indem wir darauf hinweisen, daß wir jene besonders auffallenden Fälle, die als Säuregärungen bezeichnet werden, z. B. Essigsäuregärung, später gesondert zu behandeln gedenken. Solcher Bildung organischer Säuren neben der Kohlensäure sind wir z. B. schon bei *Bacterium formicicum* begegnet, welches bei Ernährung mit Mannit viel Milchsäure, daneben Ameisen- und Essigsäure produziert. Gibt man ihm statt des eben genannten einen andern Alkohol als Nahrung, nämlich Dulzit, so bildet es außerdem reichlich Bernsteinsäure, wiederum ein Zeichen dafür, daß die Säurebildung, also der Dissimilationsstoffwechsel, qualitativ durch die Art der Ernährung beeinflußt wird.

Interessant ist es auch, hier einige Fälle von Säurebildung, die für die Praxis und den menschlichen Haushalt von einiger Bedeutung sind, kurz zu erörtern, z. B. die Bildung der organischen Säuren in Käse, welche, wenn auch nicht für die Käsereifung, so doch für die Aromabildung in Betracht kommen: Im Emmentaler[1]) Käse bestehen die flüchtigen organischen Säuren wesentlich aus Propion- und Essigsäure, beide werden von bestimmten Bakterien, kürzeren oder auch längeren Stäbchen, *Bacterium acidi propionici*, das in drei Formen auftritt, gebildet, und zwar aus der Milchsäure, die durch die vorherige Milchsäuregärung entstanden ist. Daneben entsteht gleichzeitig Kohlensäure, welcher die bekannte Lochung der Käsemasse zu danken ist. Auch noch andere säurebildende Prozesse finden im Emmentaler Käse statt, die aber nur Essigsäure liefern. Während von anderen flüchtigen Säuren Buttersäure im Emmentaler Käse nur in geringer Menge von der Fettspaltung herrührend entsteht, tritt z. B. in dem als Schabziger bekannten Schweizerkäse reichlich Buttersäure auf, weil hier anders als im Emmentaler Käse Milchsäurebakterien, die wir ja auch sonst schon als Feinde der Buttersäurebakterien erkannt haben, nicht so erfolgreich mit ihnen in Konkurrenz treten können, jenen also den Milchzucker zur Säurebildung überlassen. Auf die Buttersäuregärung, von der hier ein Sonderfall vorliegt, wollen wir später noch genauer eingehen.

Dies waren einige, übrigens willkürlich herausgegriffene Fälle von Bildung organischer Fettsäuren auf Kosten von Kohlehydraten, Fetten, Alkoholen, anderen organischen Säuren. Dabei dürfen wir nicht vergessen, daß auch infolge des Abbaues von Eiweißkörpern z. B. bei der Fäulnis die mannigfachsten organischen Säuren entstehen können. So werden von den Eiweißzerspaltungsprodukten die Aminosäuren ihrerseits gespalten unter Bildung von Ameisen-, Essig-, Propion-,

1) Freudenreich, E. v., u. Jensen, O., B. C. II, 1906, Bd. 17, S. 329.

Butter-, Bernsteinsäure usw., z. B. durch den Stoffwechsel des *Bacillus putrificus*.[1])

Wir können zum Schluß dieser Besprechung der Säurebildung im Dissimilationsstoffwechsel darauf hinweisen, daß auch den praktischen Zwecken der Art und Rassenunterscheidung die Frage, ob organische Säuren gebildet werden, dienstbar gemacht werden kann. Dafür sind uns früher schon einige Beispiele begegnet (Kap. VIII). Neuerdings hat man, um noch einen Fall dafür zu nennen, auch versucht, medizinisch wichtige Streptokokken, die man durch ihr Verhalten gegenüber dem Blut, d. h. durch ihre hämolytischen (S. 209) Wirkungen, bis zu einem gewissen Grad unterscheiden kann, auch durch die Untersuchung, inwieweit sie auf kohlehydrathaltigen oder alkoholhaltigen Nährböden Säuren zu bilden vermögen, zu charakterisieren[2]).

* * *

Wir wenden uns jetzt der energetischen Betrachtungsweise der Dissimilationserscheinungen zu und knüpfen hierbei an die uns schon bekannte Tatsache an, daß es exothermische, Energie entwickelnde Vorgänge sind. Wieviel Energie ein Zersetzungs- oder Verbrennungsvorgang, dessen Anfangs- und Endprodukte man kennt, entwickelt, kann man durch Bestimmung der Verbrennungswärme dieser Produkte ermitteln. Wird ein Molekül Traubenzucker (in Grammen ausgedrückt, d. h. 180 g) vollkommen oxydiert zu Kohlensäure und Wasser, so werden fast 700 Kalorien[3]) frei; wird dieselbe Menge Zucker ohne Sauerstoffeingriff in Alkohol und Kohlensäure gespalten, nur knapp 60. Diese Zahlen, die außerordentlich häufig reproduziert werden, sind für uns darum lehrreich, weil sie zeigen, daß bei vollkommener Verbrennung weit mehr Energie disponibel wird als bei der intramolekularen Atmung. Das ist auch durchaus begreiflich, denn die Bildung reduzierter Produkte (z. B. des Alkohols, des Wasserstoffs) ist mit Energieaufwand verbunden, und der endlich zur Verfügung stehende Energiegewinn kann nur die Verbrennungswärme des zu veratmenden Stoffes vermindert um diejenige des reduzierten Stoffes oder der reduzierten Stoffe, die bei der betreffenden Zersetzung entstehen, betragen. Wir lernen verstehen, warum beim anaeroben Leben soviel umfangreichere, im Vergleich zur

1) Brasch, W., Bioch. Ztschr. 1909, Bd 22, S. 403 u. Bd. 18, S. 320; Neuberg und Cappazuoli, Bioch. Ztschr. 1909, Bd. 18, S. 424.

2) Salomon, E., B. C. I, Or. 1908, Bd. 47, S. 1.

3) Eine Kalorie (große, kg Kalorie) ist die Wärmemenge, die verbraucht wird, wenn ein Kilogramm Wasser von 0 auf 1 Grad erwärmt wird.

lebenden Masse oft fast unbegreiflich große Stoffzersetzungen nötig sind, um die erforderliche Betriebsenergie zu gewinnen, als bei aerobem Wachstum.

Infolge der Dissimilation erwärmt sich die Bakterienzelle, ebenso wie eine Dampfmaschine wärmer wird als ihre Umgebung, infolge der Verbrennung von Kohlen in ihrem Innern. Nur kann man häufig die Erwärmung der Bakterienzelle nicht nachweisen, da sie zu klein ist und ihre verhältnismäßig große Oberfläche zur Folge hat, daß die Wärme sofort nach außen strahlt. Die Bakterien sind nicht homöotherm, sondern poikilotherm. Immerhin kann man im Kalorimeter die Temperaturerhöhung, welche Bakteriennährlösungen durch die Atmung ihrer Insassen zeigen, nachweisen und messen. Es zeigt sich, daß nach der Einsaat eine gewisse Zeit verstreicht, ehe Temperaturerhöhung nachweisbar ist. Dann zeigt sich Wärmeentwicklung, die rasch ansteigt, um allmählich zu sinken. Untersucht man den durch Bakterientätigkeit bedingten Gang der Temperatur in Kinderkot nach natürlicher Ernährung einmal, nach Kuhmilchkost zum anderen Male, so zeigt sich im ersten Fall nur sehr geringe Temperatursteigerung, im letzteren aber eine deutlich meßbare, lange dauernde Temperaturerhöhung durch die Atmung der Fäzesbakterien, ein Zeichen, daß im ersten Fall die Nährstoffe vom Kind gut, im letzeren Fall schlecht ausgenutzt werden.[1]) Durch geeignete Versuchsanstellung kann man aber die Temperaturerhöhung, welche die Atmung der Bakterienzelle bewirkt, auch steigern, und auch ohne feine Meßapparate direkt beobachten und empfinden, wenn man nämlich dafür sorgt, daß sich die Bakterien in feuchtem Heu, in mit Nährlösung angefeuchteter Watte, in Düngerhaufen usw. entwickeln und atmen. Kurzum in solchen Massen, welche genügend Wasser und Nährstoffe enthalten, infolge ihres Luftgehaltes schlechte Wärmeleiter sind und aus dem gleichen Grund kräftige Sauerstoffatmung ermöglichen. Näheres darüber folgt später, wir erinnern hier nur kurz daran, daß solche Haufen, die sich, wie man sagt, von selbst erwärmen, in Wirklichkeit aber durch die Dissimilation der sich in ihnen entwickelnden Mikroflora erwärmt werden, für das Bakterienleben von Bedeutung sind, weil die thermophilen Formen in ihnen willkommene Standorte finden und nicht ausschließlich auf Tropensümpfe oder die Leiber von Warmblütern angewiesen sind.[2])

Sehen wir von dieser Bedeutung der Wärme für die Thermophilen ab, so dürfen wir sagen, daß die bei der Dissimilation in Freiheit ge-

1) Rubner, M., Ref. i. K. J., 1906, Bd. 17, S. 95.
2) Vgl. aber Anm. 4 auf S. 252.

setzte chemische Energie, soweit sie, ohne Arbeit geleistet zu haben, sofort als Wärme nach außen strahlt, für die Bakterien wertlos ist. Denn es ist klar, daß diese Energie, soweit sie den Zwecken des Lebens dient, nicht alsbald in Form von Wärme erscheint, sondern z. B. in Form der freien Energie, welche in den aufgebauten Körperbestandteilen vorhanden ist und erst bei deren Verbrennung oder auch nach anderweitiger Arbeitsleistung als Wärme entbunden wird. Wir dürfen hier wohl den Vergleich der Zelle mit einer Dampfmaschine weiterführen: Auch eine solche erwärmt sich und strahlt die Wärme in ihre Umgebung aus. Darum ist es aber dem Benutzer der Dampfmaschine nicht zu tun, wenngleich er diese Wärme für allerlei Nebenzwecke gebrauchen kann. Eine ideale Dampfmaschine würde vielmehr die sein, welche alle bei der Kohlenverbrennung entbundene Energie zuerst in Arbeit umsetzt und nicht sofort als Wärme verloren gehen läßt. Wieviel von der von Bakterien ausgestrahlten Wärme vorher Arbeit geleistet hat, wissen wir nun nicht. Ideale Maschinen gibt es aber nicht und offenbar ebensowenig in diesem Sinn ideale lebende Zellen.

Einige Sonderfälle der Bakterienatmung, so die Produktion von Licht bei der Dissimilation, die Verwertung von salpetersauren und schwefelsauren Salzen als Sauerstoffquelle, wollen wir nachher noch gesondert betrachten, vorher aber auf einen, wie uns scheint, etwas dunklen Punkt in unseren Kenntnissen der Dissimilationserscheinungen kurz hinweisen. In unseren obigen Ausführungen über die Atmung haben wir die Bakterien eingeteilt in solche, welche mit, solche, welche ohne und endlich solche, welche mit wie ohne freien Sauerstoff dissimilieren und leben, also die Gruppierung in aerobe, anaerobe und fakultativ anaerobe Spaltpilze uns zu eigen gemacht, während wir in einem früheren Kapitel (X) darauf hinweisen konnten, daß die neuere Wissenschaft und auch wir uns damit nicht begnügen, vielmehr die Abhängigkeit des Lebens jeder Bakterienart vom Sauerstoff der Luft in Form einer Kurve mit Minimum, Maximum und Optimum, also quantitativ festzustellen suchen. Hierin wird der aufmerksame Leser eine Inkonsequenz erblicken, die allerdings vorliegt, aber damit entschuldigt werden muß, daß wir über die Abhängigkeit der Dissimilation vom Ausmaße des Sauerstoffzutritts, zumal bei Bakterien, nur ganz notdürftig unterrichtet sind. Man könnte annehmen, daß von den aeroben Bakterien solche, welche ihr Wachstumsoptimum bei einer sehr hohen Sauerstoffspannung haben, kräftiger atmen als solche, deren Optimum beispielsweise bei einem Sauerstoffgehalt liegt, der die Hälfte des Sauerstoffgehaltes der atmosphärischen Luft beträgt.

Tatsächlich wissen wir aber gar nicht, ob dem so ist, mit anderen Worten, wir wissen über das Wesen und die Bedeutung der Anpassung der einzelnen Arten an einen ganz bestimmten Sauerstoffgehalt nichts und wissen nicht, ob die Atmungsintensität und der optimale Sauerstoffgehalt der einzelnen Arten einander auch nur einigermaßen proportional sind. Man kann sich ja denken, daß die Konzentration des Sauerstoffs als ein Reiz auf die Zellen wirken dürfte derart, daß diese veranlaßt werden, bei ihrer Dissimilation um so mehr Affinitäten zum Sauerstoff zu schaffen, je mehr Sauerstoff in der Umgebung vorhanden ist. Die Menge des vorhandenen und die des in den Stoffwechsel gerissenen Sauerstoffs würde dann, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, in einem annähernd konstanten Verhältnis stehen. Ob dem aber so ist, kann nur durch Versuche entschieden werden, die bis dato fehlen, und Erfahrungen an höheren Pflanzen sprechen dagegen. Denn wir haben oben gehört, daß diese darauf hinarbeiten, möglichst unabhängig vom Maße des Sauerstoffs die Intensität ihrer Atmung zu gestalten.

* * *

Wir wenden uns nun zur Besprechung der sog. Denitrifikation[1]) und verwandten Erscheinungen. Schon längere Zeit ist die Tatsache bekannt, daß sehr viele Bakterien, denen man in der Nährlösung salpetersaure Salze bietet, diese reduzieren zu salpetrigsauren Salzen. Oft wird auch (vgl. Kap. VII) diese Befähigung zur Salpeterreduktion als Artmerkmal mit benutzt. Worin die biologische Bedeutung derselben besteht, kann man sich verständlich machen, wenn man beachtet, daß der dem Salpeter bei dieser Reduktion entzogene Sauerstoff nicht frei nach außen entbunden wird. Er wird statt dessen offenbar im Augenblick seines Freiwerdens von der Bakterienzelle dazu verwendet, Oxydationen auszuführen, dient also dem Dissimilationsprozeß. Es liegt somit ein Vorgang vor, welcher einigermaßen der intramolekularen Atmung entspricht, aber besser als intermolekulare Atmung zu bezeichnen wäre, da bei ihm der Sauerstoff nicht innerhalb des Moleküls der zu veratmenden Substanz wandert, sondern von einem Molekül, nämlich dem des Salpeters zu einem anderen, nämlich dem des zu oxydierenden Stoffes. Der Nachweis der Bildung von salpetriger aus Salpetersäure kann z. B. so geführt werden, daß man salpeterhaltige Fleichwassergelatine, der man Stärkemehl zugesetzt hat, beimpft. Fügt man nach erfolgtem Bakterienwachstum Jodkalium zu, so wird durch die salpetrige Säure Jod frei gemacht und bedingt nun die leicht sichtbare Blaufärbung der Stärke.

1) Jensen, H., in Lafars Hdb.; Id. B. C. II, 1898, Bd. 4, S. 401.

Hier schließt sich nun die eigentliche, echte Denitrifikation an, ein Prozeß, den ebenfalls eine ganze Anzahl von Bakterien unterhalten können, und der darin besteht, daß salpetersaure und salpetrigsaure Salze unter Freiwerden von gasförmigen Stickstoffverbindungen, Stickoxyd, Stickoxydul oder reinem Stickstoff zersetzt werden. Solche denitrifizierenden Bakterien kann man sich ohne Schwierigkeiten aus Pflanzenresten, Mist von Pflanzenfressern, schmutzigem Wasser, auch Seewasser usw. verschaffen. Wirft man z. B. Pferdemist in eine Lösung salpetrigsaurer oder salpetersaurer Salze, so trübt sich diese bald infolge des Bakterienwachstums und schäumt stark infolge der lebhaften Entwicklung von Stickstoff bzw. Stickstoffverbindungen gasförmiger Art, die aus der Lösung entbunden werden, mit der Atmungskohlensäure untermischt. Lösungen von organischsauren Salzen, die außer anderen mineralischen Nährsalzen noch Salpeter in reichlicher Menge enthalten und mit Erdboden beimpft werden, sind ebenfalls in ausgesprochenem Maße elektiv für denitrifizierende Spaltpilze.

Freier Sauerstoff entweicht auch hierbei niemals, wird also sofort von den Bakterien gebunden. Da von den salpeter- bzw. salpetrigsauren Salzen die Säure zerstört, d. h. vergast wird, die Base übrig bleibt, so wird die Lösung mehr und mehr alkalisch werden, und dieser Umstand kann der Denitrifikation innerhalb eines kleinen Nährlösungvolumens ein baldiges Ende setzen. Manche denitrifizierende Formen können allerdings Säuren, z. B. Essigsäure[1]), ausscheiden, so daß die Lösung neutral bleibt. Arbeitet man nicht mit Rein- sondern mit Rohkulturen, so können andererseits auch säurebildende Bakterien, z. B. Buttersäurebakterien, sich derart in den Vordergrund drängen[2]), daß durch Säurebildung die Denitrifikation gehemmt wird, es sei denn, daß der Experimentator für die Bindung der Säure Sorge trägt.

Hat man sich Reinkulturen verschafft, und das gelingt mit den üblichen Methoden meistens ohne Schwierigkeiten, so zeigt sich zunächst, daß als Kohlenstoffquelle Zuckerarten, ferner ganz besonders organische Säuren, gut wirken. So die Propion-, Äpfel-, Wein- und Zitronensäure. Auch gewöhnlicher Alkohol ist in passender Konzentration ein guter und empfehlenswerter Nährstoff. Zellulose kann nur dann verwertet werden, wenn man die denitrifizierenden in Mischkultur mit Zellulose lösenden Spaltpilzen züchtet. Strohabkochungen wirken gleichfalls günstig. Aus Nährlösungen, die solche enthalten, verschwindet das Nitrat oder Nitrit besonders schnell. Vielleicht hängt das damit

1) Jensen, O., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 305.
2) Fischer, H., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 256.

zusammen, daß gewisse im Stroh vorhandene Kohlehydrate, welche fünf und nicht sechs Kohlenstoffatome, wie der Traubenzucker, im Molekül enthalten, die sogen. Pentosen und deren Verbindungen, die Pentosane, als Kohlenstoffquellen brauchbar sind.

Es zeigt sich dann ferner, daß manche denitrifizierende Arten sowohl salpeter- als auch salpetrigsaure Salze zerlegen können, andere nur die einen von beiden, z. B. die letztgenannten. Bietet man diesen gleichwohl salpetersaure Salze, so findet nur dann Denitrifikation statt, wenn man sie nicht in Reinkultur, sondern in Mischkultur mit einer jener zahlreichen Arten züchtet, die ihrerseits salpetersaure in salpetrigsaure Salze verwandeln kann. Von bekannten denitrifizierenden Bakterien wäre vor allem *Bacterium pyocyaneum* zu nennen, ferner viele Formen des uns gleichfalls schon bekannten *Bacterium fluorescens*. Auch zwei von uns noch nicht genannte Arten, *Bacterium Hartlebi* und *Stutzeri*, bewegliche, z. B. im Ackerboden vorkommende Kurzstäbchen, sind hier zu erwähnen. Sie zersetzen sowohl salpeter- als auch salpetrigsaure Salze, während z. B. eine weitere Form, *Bacterium denitrificans*, wie ersichtlich nach seiner Leistung benannt, ein kleines, schlankes, lateral begeißeltes Stäbchen, nur salpetrigsaure Salze zu zerspalten imstande ist. Die genannten Formen vermögen zu wachsen und zu denitrifizieren in Lösungen, welche keine organischen Stickstoffverbindungen enthalten. Sie verwerten also die ihnen dargebotenen salpeter- bzw. salpetrigsauren Salze zum kleinen Teil als Stickstoffquelle zum Aufbau ihrer Eiweißkörper, zum weitaus größeren Teil aber zerspalten und vergasen sie dieselben. Eine neuere Arbeit besagt nun, daß bei dieser Vergasung als Vorstufe des freien Stickstoffs immer zuerst Stickoxydul entstehe, und daß es von der vorliegenden Bakterienart, sodann auch von deren Lebensbedingungen abhängt, inwieweit dies weiter unter Stickstoffbildung gespalten wird. Bei *Bact. Stutzeri* soll verhältnismäßig wenig Stickoxydul nachweisbar sein, um so mehr bei *Bac. nitroxus*, einem neu beschriebenen aus dem Boden isolierten Denitrifikator; bei reichlicher Nitratzufuhr soll 80% des entbundenen Gases Stickoxydul sein. Auch ein *Micrococcus denitrificans* liefert nicht unerhebliche Stickoxydulmengen.[1]) — Übrigens unterscheidet man zwischen Denitrifikatoren im engeren und im weiteren Sinn: Erstere sind die oben genannten. Die letzteren vergasen Nitrate und Nitrite nur dann, wenn man ihnen auch organische Stickstoffverbindungen neben

1) Beijerinck, M. W., und Minkmann, D. C. J., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 30; dazu Tacke, B., a. a. O., 1910, Bd. 26 (auch Stickoxyd wird bei der Denitrifikation gebildet). Suzuki, J., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 27 (kann kein Stickoxyd nachweisen). Lebedeff, A. J., Ber. d. d. bot. G. 1911, Bd. 29, S. 237 (findet Stickoxyd).

salpeter- und salpetrigsauren Salzen bietet, z. B. Pepton, Aminosäuren, Bouillon usw. Bei dieser Versuchsanstellung ist man aber nicht sicher, ob der gasförmige Stickstoff durch die Lebenstätigkeit der Bakterien abgespalten wird, ob er nicht vielmehr auf rein chemischem Weg dadurch entsteht, daß die salpetrige Säure ihn aus den Aminosäuren abspaltet. Für den Kreislauf der Stoffe auf Erden ist das zwar gleichgültig, nicht aber für die Beurteilung des Bakterienstoffwechsels. Es ist also behufs Erzielung reiner Versuchsergebnisse nötig, keine organischen Stickstoffverbindungen zu bieten.

Wir erwähnen endlich noch ganz kurz, daß auch von manchen Bakterien salpeter- und salpetrigsaure Salze bis zu Ammoniak reduziert werden. Es dürfte zu erwägen sein, ob hier das Ammoniak vielleicht aus Eiweißkörpern oder andern organischen Stickstoffverbindungen entsteht, die aus jenen salpeter- und salpetrigsauren Salzen von den Bakterien gebildet wurden.

Doch besprechen wir nun genauer die Bedeutung der Denitrifikation für die Spaltpilze, welche sie bewirken, und nehmen wir den konkreten Fall, daß es sich um die Denitrifikation salpetersaurer Salze, etwa des salpetersauren Natriums, handele und daß keine Stickoxyde, sondern nur freier Stickstoff auftrete. Hier müssen wir annehmen, daß zuerst die Salpetersäure zu salpetriger Säure reduziert wird, wobei vom chemischen Standpunkt das Freiwerden von Sauerstoff zu erwarten wäre, sodann wird die salpetrige Säure weiter aufgespalten, wobei Sauerstoff und Stickstoff auftreten müßten. Nach dem, was oben über die Einwirkung von salpetriger Säure auf Aminoverbindungen in der Nährlösung gesagt wurde, wäre es auch denkbar, daß ein Teil oder auch aller freie Stickstoff Aminosäuren der Bakterienzelle entstammen, die durch die salpetrige Säure zerlegt werden.[1]) Das zurückbleibende Natriumhydroxyd sammelt sich als kohlensaures Natrium in der Nährlösung an. Von den erwähnten Gasen würden wir nun, das ist, wie vorhin gesagt, die Quintessenz, ebensowenig wie bei der oben besprochenen Reduktion des Salpeters zu salpetrigsauren Salzen freien Sauerstoff nachweisen können. Er dient, da er sofort nach Maßgabe seiner Entstehung zu oxydativen Zwecken verwendet wird, den betreffenden Bakterien zur Unterhaltung ihrer Dissimilation. Begründen wir das nun etwas näher: Der sicherste Beweis[2]) für die Richtigkeit dieser Anschauung liegt wohl in dem experimentell geführten Nachweis, daß bestimmte Denitrifikationsbakterien nur dann ohne Luftzutritt leben können, wenn man ihnen salpeter- oder salpetrigsaure Salze als Sauer-

1) Euler, H., Pflanzenchemie, 1909, Bd. 2, S. 131.
2) Ritter, G., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 21.

stoffquelle liefert. Ohne solche bedürfen sie zum Gedeihen des Zutritts von freiem Sauerstoff. Dies nötigt uns dazu, die Beziehungen der denitrifizierenden Bakterien zum freien Sauerstoff etwas genauer zu behandeln. Man mag sich vorstellen, daß die bisher genannten Erfahrungen über Denitrifikation gesammelt wurden an Nährlösungen von mäßig hoher Schicht, d. h. bei dem üblichen etwas beschränkten, aber gänzlich ungenau bekanntem Luftzutritt.

Schränkt man nun den Luftzutritt künstlich noch mehr ein, etwa durch Zucht in sehr hoher Nährlösungsschicht oder auch durch Überschichten der Nährlösung mit Öl oder Paraffin[1]), so wird dadurch die Intensität des Denitrifikationsvorganges gesteigert. Züchtet man umgekehrt in sehr flacher Schicht, oder leitet man Luft durch die Lösung, so hemmt das die Denitrifikation. In bestimmten Fällen hat man auch durch recht starke Lüftung erzielen können, daß die genannten Salze überhaupt nicht der Denitrifikation anheimfielen, sondern lediglich zum Aufbau der stickstoffhaltigen Körperbestandteile dienten. Zwar liegen auch noch einige Angaben vor, die im Gegensatz zu dem Gesagten behaupten, daß die Denitrifikation bei Luftzutritt reichlicher stattfinde als bei Luftabschluß[2]). Vielleicht sind diese Angaben so zu erklären, daß der Luftzutritt zuerst die Vermehrung der in die Lösungen eingesäten Bakterien begünstigt und diese infolge ihrer großen Menge sich gegenseitig im Luftgenuß beeinträchtigen und nunmehr sehr lebhaft denitrifizierten, daß also die reichliche Luftzufuhr hier nur eine scheinbar reichliche war. Immerhin sind in dieser Frage noch exakte Untersuchungen mit verschiedenen Bakterienarten vonnöten. Es wäre auch denkbar, daß es Arten gibt, die durch reichlichen Zutritt von freiem Sauerstoff zur lebhaften Verwendung auch des gebundenen angeregt würden, und andere Arten, die sich anders verhalten; jedenfalls zeigt auch diese Kontroverse wiederum deutlich, wie notwendig es wäre, das Maß des Sauerstoffzutritts zu den Zellen einer Kultur genau zu bestimmen, statt sich mit annähernden Angaben, wie „mehr oder minder reichliche Lüftung" einer Kultur, zu begnügen. Es wäre auch noch die Möglichkeit zu erwägen, daß durch die Lüftung Ansammlung schädlicher Stoffwechselprodukte verhindert würde. Wie verhalten sich nun die denitrifizierenden Bakterien bei vollkommenem Ausschluß jeglicher Spuren von freiem Sauerstoff? Da ist zunächst zu sagen, daß derjenige Forscher[3]), welcher auch heute noch energisch die Meinung vertritt, daß Bakterien,

1) Kühl, H., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 258.

2) Vgl. auch Barthel, Chr., B. C. II, 1910, Bd. 23, S. 108.

3) Beijerinck, M. W., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 30; vgl. dazu Franzen, H., Ref. in B. C., II, 1910, Bd. 27, S. 245.

die bei Ausschluß jeder Spur von Sauerstoff leben könnten, überhaupt nicht existierten, auch für die denitrifizierenden Formen konsequenterweise diese Meinung verficht; sie sollen „mikroaerophil" sein, d. h. immer eine geringe Spur von Reizsauerstoff im freien Zustand unbedingt benötigen. Das wird in diesem Fall daraus geschlossen, daß *Bacterium Stutzeri* Atmungsfiguren vom Spirillentypus bildet (vgl. S. 322). Hieraus aber könnte, falls diese Figuren wirklich nur durch die Verteilung des Sauerstoffs und nicht auch durch die ungleiche Verteilung von Nährstoffen im Präparate bedingt sind, höchstens geschlossen werden, daß das Optimum des Sauerstoffgehaltes bei einer gewissen recht niedrigen Sauerstoffkonzentration und nicht bei totalem Sauerstoffausschluß liegt. Es liegen denn auch Beobachtungen vor, daß *Bacterium pyocyaneum*, *Stutzeri* und *denitrificans* ohne jede Spur freien Sauerstoffs leben können. Allerdings nur unter der Bedingung, daß ihnen die Möglichkeit zur Denitrifikation gegeben wird, sonst sind sie unbedingt an Sauerstoffzutritt gebunden. Die beiden letztgenannten Arten sollen bei Sauerstoffabschluß sowohl Nitrate als auch Nitrite vergasen können. *Bacterium pyocyaneum* nur Nitrate, was allerdings zu anderen Erfahrungen (S. 403) nicht ganz stimmt, denn wir hörten soeben, daß *Bacterium pyocyaneum* salpeter- wie salpetrigsaure Salze, *Bacterium denitrificans* nur salpetrigsaure soll zerlegen können.

Während wir früher sahen, daß viele fakultativ anaerobe Spaltpilze bei Sauerstoffausschluß besondere Kohlenstoffquellen bedürfen, haben wir hier also einen Fall vor uns, in dem von der Zufuhr richtiger Stickstoffverbindungen die Fähigkeit, ohne Sauerstoff zu gedeihen, abhängt, als Kohlenstoffquellen können den genannten Formen auch bei anaerobem Leben verschiedene Stoffe, z. B. auch organische Säuren, dienen. Rückblickend können wir also sagen, daß im Stoffwechsel der denitrifizierenden Bakterien der in salpeter- oder salpetrigsauren Salzen gebundene Sauerstoff für den freien Sauerstoff, falls dieser mangelt, einspringen kann. Wird ihnen aber freier Sauerstoff geboten, so können sie auch ganz, ohne zu denitrifizieren, leben und andere Stickstoffverbindungen als die eben genannten zum Aufbau ihrer Zellen benutzen. Die Denitrifikation ist also jedenfalls kein obligatorischer Lebensprozeß für die fraglichen Arten.

Es erübrigt jetzt noch ein kurzer Blick auf die energetische Seite der Denitrifikation. Die Reduktion der Salpetersäure zu salpetriger Säure, sowie die Aufspaltung dieser letzteren sind Vorgänge, die keine Energie entwickeln, sondern solche binden, die also in dieser Beziehung den dissimilatorischen Prozessen entgegengesetzt sind. Ein Grammmolekül Salpetersäure in Wasser gelöst, würde bei der Reduktion zu salpetriger Säure reichlich 18 Kalorien binden, die Aufspaltung eines

Moleküls salpetriger Säure in Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff fast 31 Kalorien. Berechnet man aber weiter, wieviel Kalorien entwickelt werden, wenn man mit Hilfe des in dem erstgenannten Prozeß freigewordenen Sauerstoffs ein Grammolekül Zucker, in Wasser gelöst, vollkommen zu Kohlensäure und Wasser verbrennt, so zeigt sich, daß dabei etwa 450 Kalorien gewonnen werden können, bei der Aufspaltung von salpetriger Säure und Verwendung des dabei freiwerdenden Sauerstoffs zur Zuckeroxydation etwa 480 Kal.[1]), woraus man klar ersehen kann, daß die Denitrifikation, als Ganzes betrachtet, Energie liefert, wenn auch die Reduktion des Salpeters und die Spaltung der salpetrigen Säure Energie erfordern. Ganz analog der intramolekularen Veratmung des Zuckers, bei welcher ja, wie wir sahen, gleichfalls Energie verbrauchende (Alkoholbildung) und liefernde (Kohlensäure- und Wasserbildung) Prozesse miteinander verbunden sind, aber als Endergebnis ein Energiegewinn erfolgt. Es leuchtet aber weiter ohne Schwierigkeiten ein, daß Denitrifikation nur dann Energie liefern kann, wenn man den denitrifizierenden Bakterien geeignete Stoffe als zu veratmendes Material zur Verfügung stellt. Auch in der freien Natur, in welche wir später diesen Spaltpilzen noch begegnen werden, können sie also nur an solchen Standorten, welche ihnen neben salpeter- und salpetriger Säure genügende organische Stoffe oder anderes Energiematerial bieten, ihre denitrifizierende Tätigkeit entfalten.

Über Denitrifikation im Ackerboden vgl. Kap. XIX, im Seewasser vgl. Kap. XX.

Was die enzymatische Seite der Denitrifikation angeht, so können wir uns darauf beschränken, zu erwähnen, daß man bei denitrifizierenden Bakterien reichlicher als bei anderen sog. Peroxydase nachweisen kann, d. h. ein Enzym, das befähigt ist, den locker gebundenen Sauerstoff, wie er im Ozon und Wasserstoffsuperoxyd vorliegt, auf andere Stoffe zu übertragen und diese zu oxydieren.[2]) Auch die im ganzen Organismenreich weit verbreitete Katalase, die Wasserstoffsuperoxyd in Wasser und Sauerstoff zerlegt, ist bei denitrifizierenden Bakterien gefunden worden. Die Tragweite dieser Tatsache kann man beim heutigen Stand unserer Kenntnisse nicht überblicken.

Der Denitrifikation dürfen wir die Desulfuration[3]), deren Ausgangsprodukt hauptsächlich schwefelsaure Salze und deren wesentlichstes Endprodukt der Schwefelwasserstoff ist, anreihen. Schwefelwasserstoff entsteht bekanntlich in der Natur, z. B. bei der Eiweißfäulnis, indem

1) Die Zahlen (abgerundet) nach Euler, H., Pflanzenchemie, Braunschweig 1909, Bd. 2, S. 131.

2) Orla Jensen. 3) Beijerinck, M. W., B. C. II, 1901, Bd. 1, S. 1.

der Schwefel in dieser Form aus den Eiweißkörpern abgespalten wird. Eine andere Quelle der Schwefelwasserstoffbildung ist aber die Reduktion von schwefelsauren Salzen, ferner von schwefligsauren sowie von unterschwefelsauren Salzen. Die Sauerstoffentziehung aus diesen Salzen unter Bildung von Schwefelwasserstoff bezeichnet man als Desulfuration. Sie ist z. B. nachgewiesen im Schlamm von Sümpfen, auch im Mudd der Meeresgründe, ferner in sulfathaltigen Mineralwässern, und wird bewirkt von luftscheuen Bakterien. Auch hier darf man sich, obwohl sichere Beweise dafür fehlen, vorstellen, daß diese Desulfuration für die genannten Bakterien die Bedeutung hat, daß die Sulfate ihnen Sauerstoff für Atmungszwecke liefert. Es dürften verschiedene Arten von Spaltpilzen zur Desulfuration befähigt sein; als die hauptsächlichst in Betracht kommenden werden genannt *Vibrio desulfuricans*, eine Süßwasserform, und der mit diesem sehr nahe verwandte, aber im Seewasser hausende *Vibrio aestuarii*. Auch ein *Vibrio hydrosulfureus* ist beschrieben worden.

Züchtet man diese Arten auf Agar, dem man außer den Nährstoffen ein Eisensalz in geringer Konzentration zufügt, so umgeben sich die Kolonien alsbald mit dunklen Höfen infolge der Bildung von Schwefeleisen. Die energetischen Verhältnisse dürften ähnliche sein wie bei der Denitrifikation; auch ist aus gleichen Gründen wie bei dieser die genügende Zufuhr organischer Stoffe zu den Kulturen erforderlich.

* * *

Wir wollen zum Schluß dieses Kapitels hier die Besprechung der schon mehrfach genannten Leuchtbakterien anschließen; mit welchem Recht das im Anschluß an die Behandlung der Dissimilationserscheinungen erfolgt, soll nachher erörtert werden.

Es werden gegen 30 Leuchtbakterien beschrieben, die aber nicht alle leicht auseinanderzuhalten sind, da sie z. T. nur flüchtig charakterisiert wurden, da z. T. auch umgekehrt in dem löblichen Bestreben, möglichst genaue Beschreibungen zu geben, vielleicht allzuviel Wert auf nebensächliche, flüssige Merkmale gelegt wurde. Die ersten Leuchtbakterien, die man erkannte, stammen aus dem Meer und wurden auf der schleimigen Oberfläche von Seefischen nachgewiesen, doch sind sie auch, wie gleich gezeigt werden soll, auf dem Festland weit verbreitet.

Wir haben einmal bewegliche Leuchtbakterien, die zum größten Teil die Form von Vibrionen haben, einige sind auch stäbchenförmig.

Hier ist zu nennen der *Vibrio balticus*. der sog. „einheimische Leuchtbazillus“ aus der Ostsee, der „*Vibrio indicus*“, der westindische Leuchtbazillus, sodann *Vibrio Fischeri*, so genannt nach einem um die

Erforschung der Meeresleuchtbakterien verdienten Forscher.[1]) Die drei genannten Formen werden auch als bewegliche gerade Stäbchen (*Planobacterium*, nach unserer Terminologie) bezeichnet. Sodann der *Vibrio albensis*, aus der Elbe bei Hamburg gewonnen, in gestaltlicher Beziehung dem Choleraerreger täuschend ähnlich. Es wären ferner zu nennen *Vibrio gliscens* und *luminosus* aus dem Hafen von Triest, endlich *Pseudomonas lucifer*, ebenfalls aus dem Adriatischen Meer, und *Pseudomonas italica*, eine „aus einem italienischen Eierkuchen" isolierte, mit feiner Endgeißel versehene Form.

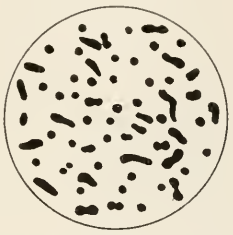


Abb. 79.
Bacterium phosphoreum, gezüchtet auf Kochsalzgelatine.
(Vergr. 950.)
Nach Molisch.

Als weitaus wichtigste Art unter den unbeweglichen Leuchtbakterien ist zu nennen *Bacterium phosphoreum*[2]) (Abb. 79), ein kurzes Stäbchen, oft kokkenartig entwickelt, daher früher auch als *Micrococcus phosphoreus* benannt. Dasselbe wird fast immer als Erreger des Leuchtens von Fleisch auf dem Festland gefunden Es sei dann noch *Bacterium phosphorescens* namhaft gemacht, von manchen Forschern mit *Bacterium phosphoreum* zu einer Art vereinigt. Als sehr nahe verwandt ist endlich noch *Bacterium Pflügeri* zu nennen; eine morphologische Unterscheidung der drei zuletztgenannten Arten ist nicht möglich, wir kommen bei Besprechung der Nährstoffbedürfnisse auf sie zurück.[3])

Mit der Ausnahme von *Vibrio albensis* haben nun alle diese Leuchtbakterien die Eigenheit, daß sie halophil sind; sie bedürfen eines nicht unerheblichen Salzzusatzes (abgesehen von den Nährsalzen) zum Nährboden, um wachsen zu können. So wird für *Vibrio indicus* (oder eine ähnliche Art) angegeben, daß 0,25% Kochsalz im Nährboden nicht genügte, um Entwicklung zu ermöglichen, 0,5% erlaubte schwaches Wachstum, bei einem Zusatz von 1 bis 5% war gute Entwicklung zu beobachten; stieg der Kochsalzgehalt noch weiter, so wurde das Wachstum wieder beeinträchtigt. Das Kochsalz kann durch andere Salze mit mehr oder minder gutem Erfolg vertreten werden. Schon früher[1]) erkannte man, daß Kombination zweier Salze, z. B. des Natrium- und Magnesiumchlorids, besonders gute Resultate gab, und die Kombination von Salzen, wie sie im Seewasser vorliegt, wirkt stets günstig. Genaue

1) Bernhard Fischer.
2) Molisch, H., Leuchtende Pflanzen, Jena 1904.
3) Reinelt, B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 300.

Untersuchungen der neueren Zeit an *Bacterium phosphoreum* ergaben, daß, Nährsalzzufuhr vorausgesetzt, alle Chloride, die man untersuchte, Kalium-Kalzium-Magnesiumchlorid, gutes Wachstum ermöglichten; das Kaliumchlorid wirkte am besten. Aber auch Sulfate, Jodide, Nitrate, zumal Kaliumnitrat, wirkten sehr günstig. In allen diesen Fällen wurde durch den Salzzusatz das Wachstum und gleichzeitig das Leuchtvermögen günstig beeinflußt. Fügt man Bittersalz hinzu, so findet kräftiges Wachstum, aber nur schwaches Leuchten statt. Andere Arten zeigen bezüglich des Salzbedürfnisses einige Abweichungen[1]), auf die wir hier nicht eingehen, um so weniger als manche Beobachtungen darauf hinweisen, daß vielleicht allmähliche Anpassungen an die Qualität der Salze stattfinden. Man führt das Salzbedürfnis darauf zurück, daß alle Leuchtbakterien ursprünglich Meeresbakterien seien, und selbst diejenigen, welche man auf dem Festlande heutigen Tages jederzeit nachweisen kann, in ihrem Salzbedürfnis noch eine Nachwirkung früherer Lebensbedingungen zeigen. Soviel ist klar, daß diese Wirkung der Salze eine wesentlich osmotische ist, d. h. auf ihrer wasseranziehenden Wirkung beruht. Außer ihnen müssen daher, wie schon betont, stets die üblichen Nährsalze geboten werden; mit Rücksicht auf diese dürften die Leuchtbakterien dieselben Anforderungen stellen wie andere Bakterien auch (d. h. Kalium, Magnesium, Phosphorsäure und Schwefelsäure erheischen); ob sie vielleicht außer Kaliumsalzen als Meeresbakterien auch stets noch Natriumsalze, wenngleich in geringer Menge nötig haben, wäre noch zu ermitteln. (Vgl. dazu S. 358.)

Besonders beachtenswert sind nun die Ansprüche der Leuchtbakterien an die Stickstoff- und Kohlenstoffzufuhr. Zuerst ist zu sagen, wie schon früher kurz erwähnt, daß sie recht anspruchsvoll sind. Als stickstoffhaltige Nahrung fordern sie Pepton oder ähnliche Eiweißkörper. Einige kommen nun aus, d. h. wachsen und leuchten, wenn man ihnen nur Pepton, außerdem die Nährsalze, sowie die osmotisch wirkenden Salze (z. B. Kochsalz) bietet. Andere aber sind noch anspruchsvoller und verlangen außer Pepton noch eine besondere Kohlenstoffquelle; wir können somit, rücksichtlich ihres physiologischen Verhaltens, die bis jetzt bekannten Leuchtbakterien in Peptonbakterien und in Kohlenstoff-Peptonbakterien einteilen. Besondere Beachtung verdient nun das aus derartigen Ernährungsversuchen abgeleitete Ergebnis, daß man Bedingungen schaffen kann, die zwar ein üppiges Wachstum, aber kein Leuchten ermöglichen. Beide Prozesse können also voneinander getrennt werden; umgekehrt ist es bis jetzt nicht gelungen, Bedingungen

1) Lit. in Pfeffer, W., Physiologie, II. S. 852.

zu konstruieren, unter denen wohl Lichtentwicklung, aber keine Zellvermehrung eintritt. Jedenfalls ist das Leuchten für die Lebenstätigkeit der Leuchtbakterien kein obligatorischer, sondern ein fakultativer Vorgang. Beobachtet man doch auch häufig genug, daß Kulturen, die bis dahin gut leuchteten, diese Tätigkeit aus unbekannten Gründen einstellten, ohne gleichzeitig das Wachstum aufzugeben.

Bei den Kohlenstoff-Pepton-Leuchtbakterien sind es vor allem die Zuckerarten, die, als Kohlenstoffquelle geboten, das Leuchten ermöglichen oder verstärken. Säet man sie auf Agarplatten aus, die infolge ihrer Zusammensetzung nur geringes oder gar kein Leuchten ermöglichen, so genügt die Zufuhr minimaler Mengen von äußerst verdünnten Zuckerlösungen, die man in Form kleiner Tropfen auf bestimmte Stellen der Platte aufträgt, um beinahe momentan lebhaftes Leuchten an der betr. Stelle auszulösen. Während bestimmte Zuckerarten, z. B. Trauben- oder Fruchtzucker, bei allen Leuchtbakterien das Leuchten verstärken, gilt dies nicht von anderen Kohlehydraten, denen gegenüber sich die einzelnen Arten vielmehr verschieden verhalten. Das *Bacterium phosphoreum* z. B. leuchtet sehr gut in „Salzmilch", nicht aber das *Bact. phosphorescens* und *Pflügeri*. Die beiden letztgenannten Arten vermögen also Milchzucker nicht auszunützen, offenbar, da ihnen das Enzym Laktase fehlt. Auch in anderer Beziehung verhalten sich die Arten den Kohlehydraten gegenüber verschieden. *Bacterium phosphoreum* zersetzt Traubenzucker unter starker Gasbildung, was für die beiden anderen Arten nicht zutrifft. Andererseits wächst und leuchtet *Bacterium Pflügeri* gut auf Kartoffeln, *Bacterium phosphoreum* und *phosphorescens* aber nicht oder wenig. Durch solche und ähnliche Merkmale muß man so gut als möglich versuchen, die nahe verwandten Formen der Leuchtbakterien zu unterscheiden. Besondere Untersuchungen darüber, inwieweit diese Merkmale konstant sind, fehlen aber. Unerklärt ist noch die Erscheinung, daß Leuchtbakterien, die keine Lichtentwicklung mehr zeigen, durch Stoffwechselprodukte von anderen Pilzen wieder dazu angeregt werden.[1])

Abb. 80.
Mikrophotographie einer leuchtenden, 10 Tage alten Kolonie von *Bact. phosphoreum* im Eigenlicht.
Die Kolonie leuchtet an ihrem Rand, wo die Vermehrung vorwiegend stattfindet, stärker als in der Mitte.
Nach Molisch.

Was die Temperaturansprüche der Leuchtbakterien betrifft, so haben wir früher gehört, daß die in den kalten Meeren heimischen und die bei uns eingebürgerten psychrophil sind. Sogar unter 0° kann

1) Lode, A., Ref., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 421.

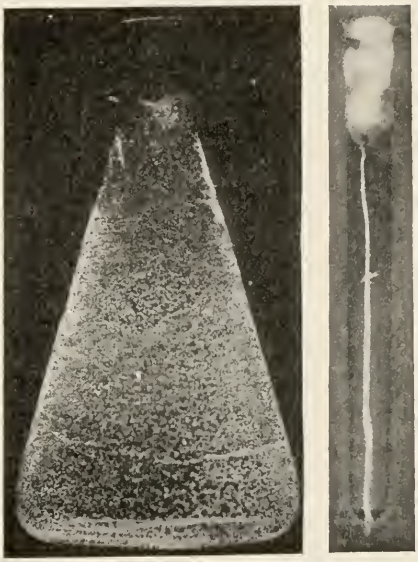
Leuchten noch stattfinden, man kann sich leuchtendes Eis verschaffen. Will man sich Rohkulturen von Leuchtbakterien herstellen, so bringt man deshalb die Seefische, Fleischstücke, die in Kochsalzlösung liegen, usw. in einen feuchten, kühlen Raum; dann entwickeln sich auf diesen die Kolonien der Leuchtbakterien, ehe die Fäulnisbakterien zu wuchern beginnen. — Die aus den Tropen stammenden Leuchtbakterien lieben höhere Temperatur. Gegen Sonnenbestrahlung sollen Leuchtbakterien, und zwar von Seefischen gezüchtete Vibrionen sehr empfindlich sein, empfindlicher noch als beispielsweise Typhusbakterien.[1])

Nun der Leuchtprozeß selbst! Er findet, sonstige günstige Bedingungen vorausgesetzt, immer nur bei Zutritt des freien Sauerstoffs statt, ist von der Sauerstoffatmung abhängig. Entzieht man den Sauerstoff, so erlischt alsbald die Lichtentwicklung und auch das Wachstum; denn die meisten Leuchtbakterien sind obligat aerob; nur *Bacterium phosphorescens* soll fak. anaerob sein, wächst im luftleeren Raum, ohne zu leuchten. Andererseits genügt schon der Zutritt fabelhaft geringer Sauerstoffspuren zur Lichtentwicklung, so daß man Kulturen von Leuchtbakterien mit gutem Erfolg als Reagens auf minimale Mengen von freiem Sauerstoff benutzen kann (S. 278). Man nimmt, um das Leuchten zu erklären, an, daß ein im Innern der Bakterienzelle gebildeter Stoff, das sog. „Photogen", leuchtet, ohne daß man allerdings mit dieser Annahme nun tiefer in das Wesen des Vorganges eindränge. Durch Äther und Chloroform in geeigneten Dosen kann man das Photogen außer Tätigkeit setzen, ohne die Zellen abzutöten. Agglutination schadet aber nichts, denn agglutinierte Leuchtbakterien leuchten noch ebenso wie nicht agglutinierte.[2]) Das Licht wird stets von der Zelle selbst ausgestrahlt, das „Photogen" also nie nach außen abgeschieden; trennt

Abb. 81.
Leuchtende Kolonien des *Bact. phosphoreum*, Plattenkultur, 6 Tage alt.
Photographie im eigenen Licht; Expositionszeit 15 Stunden.
Nach Molisch.

1) Lode, A., Ref. im B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 421.
2) Ballner, F., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 572.

man durch geeignete Filter Bakterien und Nährlösung, so leuchten erstere, das Filtrat aber nicht. Die Farbe des Lichts ist gelblich-weiß oder auch mehr bläulich-grünlich; das hängt von der Art, welche man beobachtet, und auch von den Züchtungsbedingungen ab. Die Lichtentwicklung ist eine ruhige, gleichmäßig andauernde; sie kann zwar durch Zugabe von Reizstoffen verstärkt werden, ist aber nicht an solche gebunden, im Gegensatz zum Aufleuchten anderer Wesen (z. B. bestimmter Flagellaten), das nur bei Applikation von mechanischen oder chemischen Reizen vorübergehend erfolgt. Die Intensität des Lichtes ist im allgemeinen nur mäßig, durch Auswahl geeigneter Arten und Ernährungsbedingungen kann man aber so hell leuchtende Bakterienkulturen herstellen, daß man sie (Abb. 80—82) oder andere Dinge in ihrem Licht photographieren kann, daß lichtempfindliche Keimlinge höherer Pflanzen sich nach dieser Lichtquelle hinkrümmen, ja daß man sogar allen Ernstes auf den absonderlichen Gedanken verfiel, Bakterienlampen für technische Zwecke zu verfertigen, nämlich die Innenseite großer Glaskolben mit einer Schicht von Nährgelatine, die man reichlich mit Leuchtbakterien impft, zu bekleiden, und dann als Grubenlampen zu benutzen (vgl. Abb. 82a). Ob das Leuchten für die Leuchtbakterien eine Bedeutung hat, ist nicht zu sagen, wir wissen darüber nichts; wenn wir es hier bei den Dissimilationserscheinungen abgehandelt haben, so hat das seinen Grund lediglich darin, daß es wie die Sauerstoffatmung an Sauerstoffzutritt geknüpft ist. Es ist klar, daß die Energie, die bei diesem Vorgang entwickelt wird, soweit sie sofort als Licht nach außen strahlt, nicht mehr als Betriebsenergie für die Bakterien in Betracht kommen kann.



a *b*

Abb. 82.
a „Bakterienlampe", in ihrem eigenen Licht photographiert.
b Photographie einer Strichkultur von *Bact. phosphoreum* im Eigenlicht.
Nach Molisch.

* * *

Nach Erledigung des assimilatorischen und dissimilatorischen Stoffwechsels der Bakterien wollen wir nun in Kürze noch auf die Frage nach dem Verhältnis des Ausmaßes von Assimilation und Dissimilation zu sprechen kommen. Beide Prozesse, so sahen wir, sind stets untrennbar miteinander verbunden; da erhebt sich begreiflicherweise die Frage, ob das Verhältnis der Intensität beider Prozesse immer gleich ist, oder ob je nach den Lebensbedingungen bald die Assimilation, bald die Dissimilation stärker hervortritt. Es ergibt sich nun, daß dies Verhältnis keineswegs konstant ist, sondern stark schwanken kann; wir werden offenbar diejenigen Lebensbedingungen als die günstigsten bezeichnen, unter welchen bei einem gegebenen Ausmaß der Dissimilation die Assimilation am kräftigsten vor sich geht, bei welcher also zur Erzielung ein und derselben Erntemenge möglichst geringe Stoffmengen durch Dissimilation zerstört werden. Um Zahlen zu erhalten, kann man so vorgehen, daß man die Assimilation mißt an dem Trockengewicht der in einer gewissen Zeit unter bestimmten Bedingungen erwachsenen Bakterien, die Dissimilation aber an der Gewichtsmenge der gleichzeitig verbrauchten Nährstoffe und zwar der Kohlenstoffquelle der Nährlösung. Man bezeichnet das Verhältnis zwischen verbrauchter Nahrung und erwachsener Trockensubstanz auch als den „ökonomischen Koeffizienten".[1])

Wenn derselbe unter bestimmten Bedingungen (z. B. der Ernährung mit Zucker) beispielsweise zwei, unter andern, z. B. der Zufuhr von essigsaurem Salze, aber drei beträgt, so besagt das, daß die letzteren Bedingungen ungünstiger sind als die ersteren; so kann man also am ökonomischen Koeffizienten z. B. die Güte von Kohlenstoffquellen vergleichend messen; oder aber, wenn bei Ernährung mit ein und derselben Kohlenstoffquelle die eine Stickstoffquelle (z. B. Ammonsalze) einen kleinern Koeffizienten ergibt als die andere (etwa Nitrate), so wird man sagen können, die erstere sei die bessere Stickstoffnahrung, da sie dem Spaltpilz ein ökonomischeres Arbeiten ermöglicht. Solche Untersuchungen des ökonomischen Koeffizienten sind hauptsächlich an Kulturen von Schimmelpilzen durchgeführt worden, und es hat sich u. a. gezeigt, — dasselbe trifft im allgemeinen wohl auch für Bakterien zu, — daß der ökonomische Koeffizient in ein und derselben Kultur mit der durch Stoffwechselprodukte usw. zunehmenden Verschlechterung der Nährlösung steigt. Bei Bakterien stößt man auf die nicht ganz geringe Schwierigkeit, die Ernte von der Nährlösung sauber zu trennnen; wir können hier auf die Methoden, die man verwendet, nicht näher eingehen. So hat man denn bei Bakterienkulturen statt der erreichten

1) W. Pfeffer.

Trockensubstanz gelegentlich auch die Intensität bestimmter anderer Lebensleistungen mit dem Ausmaß der dafür erforderten Dissimilation verglichen; z. B. bei stickstoffbindenden Arten gefragt, wieviel gasförmigen Stickstoff sie festlegen auf die Gewichtseinheit verbrauchter Kohlenstoffquelle; wir werden später dafür Beispiele kennen lernen.

Statt das Verhältnis zwischen Assimilation und Dissimilation in der eben geschilderten Weise gewichtsmäßig zu ermitteln, kann man auch den chemischen Energieinhalt, d. h. die Verbrennungswärme, in Kalorien (S. 398, Anm.) feststellen, und zwar die Verbrennungswärme der Bakterienmasse einmal, diejenige der zur Erzielung dieser Masse verbrauchten Nahrung (Kohlenstoffquelle) zum andernmal, und das Verhältnis zwischen beiden, das Verhältnis zwischen „Ansatz" und „Umsatz", wie man es auch genannt hat, festzustellen.[1]) Wie auf Grund der Ermittlung des ökonomischen Koeffizienten nicht anders zu erwarten war, schwankt auch dies Verhältnis außerordentlich; u. U. kann der Ansatz in einer Kultur ganz aufhören, der Umsatz aber noch weiter gehen. Bei sehr starker Einsaat kann man in bestimmten Fällen auch erreichen, daß von vornherein kein Ansatz stattfindet, sondern nur Umsatz, d. h. der gebotene Nährstoff wird von den eingesäten Bakterien gespalten, ohne daß diese sich vermehren. Das Verhältnis Ansatz: Umsatz wird ferner kleiner bei schlechten Kulturbedingungen, bei ungünstiger Reaktion der Nährlösung. — Statt nach umgesetzten Stoffen schlechthin zu fragen, kann man auch untersuchen, ob vorwiegend stickstoffreie oder stickstoffhaltige Stoffe dissimiliert werden. Man hat gefunden, daß *Vibrio Finkleri* und *Bact. proteus* bei gleicher Ernährung nicht gleiches Material als Kraftquelle benutzen, vielmehr letzterer als „echter Fäulniserreger" mehr stickstoffhaltige Stoffe als ersterer, dessen Kraftquelle vorwiegend stickstoffreies Material ist.[2]) Wir können auf diese Fragen, die äußerst interessante wissenschaftliche Zukunftsprobleme in sich schließen, nicht weiter eingehen, erwähnen aber noch, daß unter bestimmten Bedingungen das Verhältnis zwischen Ansatz und Umsatz von der Temperatur unabhängig ist[3]).

1) M. Rubner.
2) Nawiasky, Arch. f. Hyg. 1908, Bd. 64.
3) Rubner, M., Arch. f. Hyg., 1906, Bd. 57, S. 193.

Kapitel XV.

Die Gärungserscheinungen.

Unsere Ausführungen über die Dissimilation der Bakterien seien nun mit einem Ausblick auf die Gärungserscheinungen beschlossen.

Die Gärungen sind es, die, abgesehen von den krankheitserregenden Eigenschaften vieler Bakterien, dem Laien, dem menschlichen Haushalt die Bakterien so nahe bringen, und auch in wissenschaftlichen Werken werden die Bakterien mit andern Mikroorganismen oft schlechthin als Gärungsorganismen bezeichnet. Weil man daraus den Schluß ziehen könnte, daß auch an dieser Stelle die Gärungen einer sehr eingehenden Behandlung unterzogen werden sollten, sei gleich betont, daß wir hier lediglich versuchen wollen, unter Aufführung einiger anschaulicher Beispiele das Problem von der prinzipiellen Seite zu fassen, d. h. zu fragen, wie sich die Gärungserscheinungen in die andern Lebensbetätigungen der Bakterien, die wir kennen gelernt haben, eingliedern. Wegen aller Einzelheiten, zumal auch betr. der technisch wichtigen Gärungen, sei auf die umfangreiche und teilweise auch ausgezeichnete, diese Dinge gesondert behandelnde Literatur verwiesen; auch die rein wissenschaftliche Behandlung der Gärungsvorgänge, ihr Chemismus, sowie die Enzyme, die dabei mitwirken, haben viele treffliche Bearbeitungen erfahren, auf die hier verwiesen sei, da wir im folgenden nur einige Hauptpunkte herausgreifen können.

Gärungen sind Stoffwechselerscheinungen von Mikroorganismen, und zwar Stoffwechselerscheinungen abbauender Natur, oder doch solche, bei denen die abbauenden Phasen vor den aufbauenden weit vorherrschen, so daß sie, als Ganzes betrachtet, exothermische, energieliefernde Prozesse sind, als solche auf innigste verwandt mit den Dissimilationsprozessen. Für viele Gärungen ist nachgewiesen, daß sie nicht unmittelbar vom lebenden Protoplasma ausgelöst werden, sondern von Enzymen, die dieses sich geschaffen hat; wahrscheinlich sind alle Gärungen enzymatische Prozesse. Für die meisten Gärungen ist ferner bezeichnend, daß sie sehr umfangreiche Stoffzertrümmerungen darstellen unter Entstehung eines oder auch mehrerer unsern Sinnen auffallender Produkte. Vielfach pflegen sie unter mächtiger Gasentbindung zu verlaufen, oft

sagt man von Kulturen, aus denen sich viel Gas entwickelt, selbst dann, wenn weitere Umsetzungen nicht untersucht werden, ohne weiteres: „die Kulturen gären". Man pflegt die Gärungen derart zu bezeichnen, daß in der Bezeichnung sowohl der Stoff, welcher der Vergärung anheimfällt, als auch das charakteristische Endprodukt der Gärung namhaft gemacht wird. Die alkoholische Gärung des Traubenzuckers, die Wasserstoffgärung der Zellulose sind Beispiele für derartige Bezeichnungen.

Die Gärungserregung durch Mikroorganismen ist nun natürlich von großer Bedeutung, zunächst für den Organismus, der sie erregt, sodann auch für die andern, die mit oder nach ihm leben.

Die Hauptbedeutung der Gärung für die sie unterhaltende Zelle wird von den meisten Forschern darin gesucht, daß die durch sie entwickelte Energie für die Zwecke des Lebens dienstbar gemacht wird. Soweit sind Gärungen nichts anderes als Sonderfälle von Dissimilationserscheinungen; sahen wir doch oben schon, daß z. B. die alkoholische Gärung gleichbedeutend ist mit einer stark gesteigerten intramolekularen Atmung. Abgesehen davon werden im Verlauf von Gärungen aber auch Stoffe gebildet, welche dann wieder zum Aufbau dienen; die Gärung der Zellulose liefert dafür ein einleuchtendes Beispiel und ist deshalb auch oben schon abgehandelt worden bei der Assimilation (S. 379).

Noch in einer andern Richtung hat man die Bedeutung der Gärungen gesucht, und zwar, wie mir scheint, mit Glück.

Die bei der Gärung gebildeten Stoffe üben selbstverständlich spezifische Wirkungen aus sowohl auf die Gärungserreger als auch auf andere Wesen, die mit ihnen die Standorte teilen. Im allgemeinen handelt es sich um schädliche Wirkungen, die durch die gewaltige Ansammlung solcher Gärprodukte ausgeübt werden. Die Gärungserreger werden selbst durch sie geschwächt, ja u. U. sogar getötet; aber auch andere Organismen, und zwar, wie sich gezeigt hat, solche, die in der freien Natur als die hauptsächlichsten Konkurrenten der ersteren zu gelten haben, in ganz besonders hohem Maße. Somit wären die Gärprodukte auch als Kampfstoffe zu bezeichnen und jenen andern Giften an die Seite zu stellen, welchen wir früher schon mehrfach begegnet sind. Es darf hier nicht verschwiegen werden, daß manche Forscher die Auffassung der Gärprodukte als Kampfstoffe verwerfen und in dieser Auffassung eine unberechtigte „teleologische Deutung" sehen, die mit der kausalen Forschung dieser Dinge im Widerstreit stünde! Dem ist entgegenzuhalten, daß diese Auffassung natürlich nicht besagt, daß die Gärung von den betr. Wesen „zu dem Zweck" unterhalten wird, um Feinde zu vernichten, sondern nur soviel, daß die Bildung von Gärprodukten diesen Er-

folg hat, und ob dem so ist, kann man durch ebenso streng kausale Experimentalforschung ermitteln wie jede andere physiologisch-biologische Tatsache. Ganz klar werden wir allerdings hier erst dann sehen, wenn die natürlichen Standortsverhältnisse etwas genauer erforscht sein werden als heutigen Tages; bis dahin ist es bis zu einem gewissen Grade Geschmackssache des einzelnen Forschers, ob er die selbstschädliche Wirkung der Gärungen mehr in den Vordergrund schieben will oder die schädliche Wirkung auf die Feinde der Gärerreger.

Abb. 83.
Saccharomyces Cerevisiae I. Zellen aus dem Bodensatz einer jungen Zucht in Bierwürze.
(Vergr. 1000.)
Nach Hansen a. Lafars Hdb.

Falls diese Theorie der Gärungserscheinungen als Kampfmittel sich allgemein Bahn brechen sollte, wäre damit doch noch nicht erklärt, wie die Verwendung dieses Kampfmittels in der Welt der Mikroorganismen sich Eingang verschafft hat. Wenn auch diejenigen, welche über den vielen Einzelerscheinungen des Lebens das Erhaltungsmäßige des ganzen Getriebes übersehen, zwar die Bäume sehen, aber nicht den Wald, so muß doch betont werden, daß auch diejenigen, welche den Kampf ums Dasein nicht unterschätzen, die Antwort auf die Frage schuldig bleiben müssen, wie die Organismen gelernt haben mögen, sich Waffen für diesen Kampf zu schmieden.

Ehe wir in die Besprechung der einzelnen Gärungen eintreten, wollen wir noch einer äußerst interessanten Anregung gedenken, der man wohl folgen könnte, um in bestimmten Fällen zu entscheiden, ob Gärungsvorgänge Energie zu liefern berufen sind oder im Interesse der Produktion von Kampfstoffen unterhalten werden. Wir werden noch hören, daß man Gärungserreger bei geeigneter Ernährung in Reinkultur auch ganz, ohne daß sie gären, züchten kann. Falls nun die Gärung Energie liefert, so ist zu erwarten, daß im Fall unterbundener Gärung andere energieliefernde Prozesse dissimilatorischer Art vikariierend für die Gärung einspringen, Prozesse, die man entweder durch chemische oder durch kalorimetrische Unter-

suchungen feststellen könnte. Falls man solche Prozesse nicht nachweisen könnte, gleichwohl aber das Wachstum ohne die Gärung lebhaft und ungeschädigt verliefe, so würde das für die Annahme sprechen, daß die Gärung nicht als energiespendender, sondern als Kampfstoffe liefernder Prozeß von Bedeutung ist.[1])

Abb. 84.
Saccharomyces Cerevisiae I.
Sporenbildung. (Vergr. 1000.)
Nach Hansen aus Lafars Hdb.

Wir haben das eben Gesagte nun durch Besprechung einiger Gärungen zu erläutern. Wenn es sich dabei für uns auch um Bakteriengärungen handelt, wollen wir doch zuerst einen kurzen Blick auf die von Hefepilzen unterhaltene alkoholische Gärung werfen, da diese besonders instruktiv ist, und da die Bakterien mit den Hefen vielfach draußen in der Natur wie auch in menschlichen Betrieben in Wechselwirkung treten.

Die wichtigsten Erreger der alkoholischen Gärung sind die vielen Arten der uns schon bekannten Gattung *Saccharomyces* (Abb. 83, 84). Diese vermögen den ihnen gebotenen Zucker in Alkohol und Kohlensäure zu zerlegen. Die Zuckerarten verfallen entweder direkt dieser Zerlegung (z. B. Traubenzucker), oder aber, das gilt vom Milch-, Rohr-, Malzzucker, sie werden erst in Zuckerarten mit kleinerem Molekül gespalten und dann vergoren. Wie wir sahen, erfolgt diese Spaltung durch Enzyme, und ob eine Art diesen oder jenen Zucker zerspalten und dann vergären kann, hängt somit von ihrer Enzymproduktion ab. Die Vergärung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure erfolgt, wie man früher annahm, über das Zwischenprodukt Milchsäure, nach neueren Angaben über eine Vorstufe der Milchsäure[2]). In dem Preßsaft, welchen man aus den zertrümmerten Hefezellen erhalten kann, befinden sich also neben andern Stoffen und Enzymen mindestens zwei Enzyme, die früher sog. Lactacidase, die Zucker in die Vorstufe der Milchsäure überführt, und die eigentliche Zymase, die jene Vorstufe unter Bildung von Alkohol und Kohlensäure zerlegt. Neben diesen zwei Hauptprodukten der alkoholischen Vergärung des Zuckers treten immer Nebenprodukte auf. Jedermann weiß, daß bei der Gärung Glyzerin und Bernsteinsäure entstehen, ferner neben dem Äthylalkohol höhere Alkohole, Fuselöle; diese letzteren entstehen aus Aminosäuren, sei es, daß man der Hefe solche in

1) Rubner, M., Ref. K. J., 1906, Bd. 17, S. 96.
2) Buchner, E. u. Meisenheimer, Ref. B. C. II., 1910, Bd. 17, S. 243.

der Nährlösung bietet, sei es, daß sie durch Zerspaltung der Eiweißkörper der Hefezellen entstehen. Doch sehen wir davon ab und weisen wir noch darauf hin, daß Saccharomyces nur Zucker vergären kann; bietet man ihm keinen Zucker, sondern andere Nährstoffe wie Eiweißkörper, so lebt er, ohne zu gären. Die Gärung ist also ein Prozeß, der von unserm Pilz nicht immer unterhalten wird, sondern nur dann, wenn er Zucker vorfindet. Fragen wir nun nach der Bedeutung dieser Gärung, so erhalten wir Antwort auf unsere Frage, wenn wir die Beziehungen des *Saccharomyces* zum Sauerstoff der Luft ins Auge fassen. Wir können ihn wohl im luftleeren Raum züchten, aber nur dann, wenn er gären kann, wenn wir ihm also Zucker darbieten; die Gärung ermöglicht es ihm, des freien Sauerstoffes zu entraten, sie liefert ihm die nötige Betriebsenergie, wenn er keine Sauerstoffatmung unterhalten kann. Ohne Zucker geht er im luftleeren Raum bald zugrunde. Läßt man Luft zu der Kultur zutreten, so zeigt sich, daß er ganz gut wachsen und sich vermehren kann, auch wenn ihm mangels Zuckers zur Gärung keine Gelegenheit geboten ist. Hiermit ist die Gärung als energieliefernder Prozeß, der bei Sauerstoffmangel für die Atmung eintritt, sicher gestellt. Man könnte nun aber versucht sein, anzunehmen, daß Gärung tatsächlich nur dann erfolgt, wenn sie nötig ist, also nur bei Sauerstoffmangel; dem ist aber nicht so, vielmehr unterhält *Saccharomyces*, wenn ihm Zucker geboten wird, auch bei Luftzutritt lebhafte Gärung, ja diese wird augenscheinlich durch Luftzutritt gefördert. Wie ist das zu erklären? Da wir gehört haben, daß höhere aerobe Pflanzen ihre Sauerstoffatmung ebenfalls mit den ersten Phasen der alkoholischen Gärung einleiten, um dann die entstandenen Produkte zu oxydieren, könnte man sich vorstellen, daß die Saccharomycesarten sich insofern spezialisiert hätten, als sie diese Gärung besonders stark ausgebildet haben, so stark, daß nicht alle Produkte wegoxydiert werden können, sondern trotz Sauerstoffzutritts reichlich erhalten bleiben. Es liegt auch kein Grund vor, diese Annahme zu verwerfen, daß hier die intramolekulare Atmung auch bei Sauerstoffzutritt weit stärker als bei andern Pflanzen zur Gewinnung von Betriebsenergie benutzt wird. Es ist nun aber, wie oben gesagt, sehr einleuchtend, daß außerdem der hohe Alkoholgehalt der Umgebung die Hefen im Kampf gegen ihre Feinde schützt und auf diese Weise die Gewohnheit, auch bei Luftzutritt zu gären, verständlich zu machen ist. Man hat sogar angenommen, daß die Bedeutung des Alkohols als Kampfstoff die primäre gewesen sei und die Hefen erst allmählich gelernt hätten, die bei der Gärung freiwerdende Energie für den Fall des Sauerstoffmangels zu verwerten. Tatsächlich kann man beobachten, nicht etwa bloß sich vorstellen, wie in gärenden Zuckerlösungen alle

möglichen andern Mikroorganismen, je nachdem sie mehr oder weniger durch Alkohol geschädigt werden, früher oder später gehemmt werden, um endlich denjenigen Hefen, für welche die jeweiligen Bedingungen am günstigsten sind, das Feld zu räumen. *Saccharomyces* verträgt 10—16% Alkohol, je nach der Art, die vorliegt; von bekannteren Bakterien z. B. werden im Wachstum gehemmt *prodigiosum* durch 5%, *cholerae* 3%, *paratyphi* 4%, *typhi* 8%. Wenn also gegenüber dem letztgenannten Alkohol kein besonders kräftiger Kampfstoff ist, so ist doch zu bedenken, daß dieser im Freien, oder etwa im Most kaum je mit Saccharomyces in Konkurrenz treten wird.[1])

Soweit die alkoholische Gärung der Zuckerarten durch Hefen. Nur kurz erwähnen wir, daß Äthylalkohol neben andern Alkoholen und sonstigen Gärprodukten auch bei vielen bakteriellen Gärungen auftreten kann, wenngleich nie in solchen Mengen, daß man an technische Verwertung des Alkohols hätte denken können. Ganz beachtenswert ist es, daß u. a. auch pathogene Bakterien, so das *Bact. pneumoniae*, aus Zucker und andern organischen Stoffen neben organischen Säuren auch Äthylalkohol bildet; das gleiche gilt vom *Bacillus oedematis maligni*, der ebenfalls aus Zucker neben organischen Säuren (hauptsächlich Milch- und Buttersäure) Alkohol bildet, bei anderer Ernährung auch andere Alkohole, z. B. Kaprylalkohol. Auch *Bact. formicicum* kann Alkohol bilden, wie wir oben (S. 386) kurz angedeutet haben.

Sehr häufig wird unter den Bakterien als Alkoholbildner ein *Bact. aethaceticum*, eine aus Schafmist isolierte sporenfreie, lebhaft bewegliche Form genannt, welche aus Mannit, Glyzerin, Traubenzucker, ferner auch aus Arabinose und Xylose nicht unerhebliche Alkoholmengen (neben andern Stoffen in Essig-, Ameisensäure usf.) bildet. Arabinose und Xylose sind Zuckerarten mit fünf Kohlenstoffatomen im Molekül, Pentosen; es ist bemerkenswert, daß der genannte Spaltpilz auch aus diesen Alkohol bildet, weil die Saccharomyceten nur Zuckerarten, die drei oder ein Multiplum von drei Kohlenstoffatomen im Molekül besitzen, zu vergären imstande sind. Wenn also die Hefen quantitativ die Bakterien mit Rücksicht auf die Alkoholbildung weit übertreffen, so können doch die Bakterien verschiedenartigere Stoffe dazu verwerten.

Noch mag der im Pariser Leitungswasser nicht seltene sog. *Bacillus amylozyma* genannt sein, ein Spaltpilz, der zu den Buttersäuregärern gezählt werden darf und wohl zweifellos identisch ist mit Buttersäurebakterien, die auch unter anderem Namen segeln. Auch er bildet

1) Stokvis, B. C. I, Or., 1908, Bd. 48, S. 436; Bierberg, W., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 432.

bei Zucht auf Stärke, auf Kartoffelscheiben außer andern Stoffen Alkohole. Es handelt sich dabei um höhere Alkohole, ferner aber auch um Äthylalkohol. Früher maß man diesen und verwandten Formen große technische Bedeutung zu, weil man sie für die Verursacher der Fuselölbildung und damit der „schweren toxischen Nachwirkungen des Alkoholrausches" hielt, während, wie oben gesagt, die Hefen bei der Vergärung von Aminosäuren diese schädlichen Produkte bilden. — Falls Bakterien höhere Alkohole bilden, soll es sich, neueren Forschungen zufolge, um Propylalkohol handeln. Daß man bei der Bildung mäßiger Alkoholmengen, für welche wir eben einige Beispiele nannten, nicht von alkoholischer Gärung sprechen wird, ist klar.

Mit der Erwähnung des *Bac. amylozyma* sind wir schon zu den Buttersäuregärungen hinübergeglitten, einer für uns zumal in historischer Beziehung besonders wichtigen Gruppe von Gärungen. Wurde doch bei der Beobachtung der Buttersäuregärung vor reichlich einem halben Jahrhundert zum erstenmal nachgewiesen, daß Bakterienleben ohne freien Sauerstoff möglich sei, und wenn auch damals noch nicht mit Reinkulturen gearbeitet wurde, so konnten doch schon mit Hilfe des Mikroskops anaerobe Wesen beobachtet und einige wichtige Eigenschaften derselben ermittelt werden, z. B. die Tatsache, daß sie nur bei Luftabschluß beweglich sind, ihre Bewegung einstellen und endlich absterben, wenn zuviel Luft an sie herantritt. Damals wurde auch schon der Grundsatz aufgestellt, daß die Gärung es sei, welche das Leben ohne freien Sauerstoff ermöglicht, somit eine auch heutigen Tages noch durchaus zu Recht bestehende Lehre, wenn auch der weitere im Anschluß daran gezogene Schluß, daß Gärung immer nur durch Sauerstoffabschluß ausgelöst werde, in dieser ganz allgemeinen Fassung jedenfalls nicht zutrifft, wie soeben gezeigt wurde.

Sehen wir ab von der Bildung geringer Spuren von Buttersäure, die auch sonst vielfach anzutreffen sind, so dürfen wir sagen, daß die eigentliche unter Bildung größerer Mengen dieser Säure vor sich gehende Buttersäuregärung bewirkt wird in erster Linie durch Arten der physiologischen Gattung *Granulobacter*, deren Zellen also durch den Besitz von Iogen ausgezeichnet sind. Wir sind solchen Arten schon früher häufig begegnet; hier sei an die Zersetzung der Pektinstoffe durch dieselben erinnert, auch war schon davon die Rede, daß wichtige stickstoffbindende Formen (*Clostr. Pasteurianum*) hierher gehören, und wir haben gleichfalls schon gehört, daß man neuerdings mit Glück den Versuch gemacht hat, eine größere Zahl solcher Formen, u. a. auch jenes stickstoffbindende *Clostridium*, zu einer Gattung, dem alten Genus *Bac. amylobacter*, zusammenzuziehen. Dies sind also die typischen Butter-

säuregärer. Man kann sie sich jederzeit verschaffen, indem man diese oder jene Pflanzenreste, Samen von Leguminosen, Getreidespelzen usw. in kohlehydratreicher Nährlösung bei Sauerstoffabschluß stehen läßt. Es empfiehlt sich, nach dem Beimpfen kurz aufzukochen, um sporenlose Erreger der Eiweißfäulnis, die sonst mit auftreten würden, zu vernichten. Stets wird sich dann eine Buttersäuregärung entwickeln, kenntlich einmal an dem Gestank, den diese Säure verbunden mit andern Zersetzungsprodukten hervorbringt, und stets begleitet von lebhafter Entwicklung von Gasen, nämlich Kohlensäure und Wasserstoff. In ähnlicher Weise war auch jene erste Buttersäuregärung eingeleitet worden, von der oben die Rede war, und man erkannte auch damals schon, daß man, um die Gärung nicht vorzeitig stillstehen zu sehen, zur Neutralisierung der Buttersäure Kreide zusetzen muß — ein Zeichen dafür, daß die Gärerreger an ihren eigenen Produkten zugrunde gehen können.

Als Material der Buttersäuregärung dienen in erster Linie Zuckerarten oder andere Kohlehydrate, aber auch mehrwertige Alkohole, wie Glyzerin oder Mannit; ferner auch Milchsäure. Es ist ja allbekannt, daß sauere Milch durch Buttersäurebildung „verdorben" werden kann. Man nimmt an, daß die genannten Kohlehydrate und Alkohole von den Amylobakterarten stets zuerst in Milchsäure überführt, dann erst weiter verarbeitet werden. Die Anfangsstadien der Buttersäuregärung würden also bei der Vergärung von Kohlehydraten mit der alkoholischen Zuckervergärung identisch sein Diese Anschauung bietet auch darum Interesse, weil die Milchsäure nur drei, die Buttersäure aber vier Kohlenstoffatome im Molekül hat; hiernach würde die Buttersäure ihre Entstehung nicht unmittelbar einem Zerfall, sondern einer Synthese verdanken; ein Beispiel dafür, daß nicht alle Phasen einer Dissimilation oder Gärung abbauender Natur zu sein brauchen.

Neben Buttersäure, so hörten wir schon, treten nun auch immer andere Produkte auf, zumal, wie oben schon bei dem sog. *Bac. amylozyma* erwähnt, Alkohole und niedrigere organische Säuren. Die Gase, die entstehen, verdanken, wie mancherseits angenommen wird, ihre Entstehung dem Zerfall dieser letzteren Säuren; die Ameisensäure kann z. B., wie wir oben schon hörten, in Wasserstoff und Kohlensäure gespalten werden, vielleicht ist das auch hier der Fall. Da solche Buttersäuregärung stets durch Anaerobe erfolgt, ist ihre Bedeutung als energieliefernder Prozeß klar. Wie sich die Erreger der Buttersäuregärung als „Anaerobe" gegenüber geringen Mengen Sauerstoff verhalten, ist oben (S. 267) so eingehend erörtert worden, daß wir hier darauf zurückverweisen können.

Die Frage, wieviel Energie die Buttersäuregärung liefert, ist leicht

zu beantworten, wenn man annimmt, daß etwa Zucker einfach in Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoff zerlegt würde:

$$C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2\,CO^2 + 2\,H^2.$$
Zucker Buttersäure

Da aber diese Annahme nicht zutrifft, sondern, wie gesagt, immer andere Produkte entstehen, wollen wir hier keine Zahlen anführen, sondern nur bemerken, daß diese andern Produkte in energetischer Beziehung zumal dann von Bedeutung sind, wenn Milchsäure das Ausgangsprodukt der Buttersäuregärung ist. Man hat nämlich berechnet, daß dann ein erheblicher Energiegewinn nur infolge von Bildung anderer Säuren neben der Buttersäure möglich ist, z. B. von Propion- oder Essigsäure.

Wie steht es nun mit der Frage, ob auch bei der Buttersäuregärung die Gärprodukte, und zwar in erster Linie diese Säure selbst als Kampfstoff in Betracht kommt? Denn es sei nochmals gegenüber Feinden der ökologischen Gärungstheorie ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die Auffassung der Gärungen als energieliefernder Vorgänge einerseits, als Produzenten von Kampfstoffen anderseits sich keineswegs ausschließt. Exakte Untersuchungen fehlen zwar in besagter Frage, immerhin ist wahrscheinlich, daß auch die Buttersäure mit Erfolg gegen Konkurrenten der Buttersäureerzeuger dienen kann. Sieht man doch häufig, wie mit Einsetzen dieser auch für den Menschen so widerwärtigen Gärung andere Mikroorganismen, z. B. Hefen, verschwinden. Von zahlenmäßigen Angaben kenne ich nur die eine, daß *Bac. amylobacter* etwa 1% Buttersäure verträgt, ohne wesentlich geschädigt zu werden, andere Bakterien aber bereits durch ½% gehemmt werden.[1])

Der exakte Beweis für die Richtigkeit der Anschauung ist begreiflicherweise auch wieder wegen der vielen Nebenprodukte, die ihrerseits ebenfalls Giftwirkung ausüben, schwer und nur durch sehr umfangreiche Experimente zu führen.

Während die Buttersäuregärung zumal in der Geschichte der Wissenschaft von Bedeutung ist, ist es die Milchsäuregärung in derjenigen der Menschheit, denn es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß Milchsäuregärung die erste ist, welche von Menschen praktisch verwertet wurde, schon als sie noch im Nomadenzustand lebten.[2])

Auch bei der Milchsäuregärung pflegen neben dem Hauptprodukt Milchsäure andere Stoffe, Säuren, gasförmige Stoffe usw., aufzutreten, wie wir gleich noch sehen werden.

1) Fischer, Alfr., Vorl. üb. Bakt., S. 271.
2) Lafar, F., Technische Mykologie, S. 200.

Im wesentlichen aber handelt es sich um eine Zerlegung von Zuckerarten in Milchsäure:

$$\underset{\text{Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = 2\,\underset{\text{Milchsäure.}}{C_3H_6O_3} + 34 \text{ Kal.}^{1})$$

Sehr viele Arten von Spaltpilzen sind dazu befähigt, Traubenzucker, auch Rohr- und Malzzucker (nach enzymatischer Spaltung vermittels der Saccharase bzw. Maltase) in Milchsäure zu überführen, andere Kohlenhydrate, wie Stärke, oder Alkohole, wie Mannit, werden nur von wenigen Bakterien unter Milchsäurebildung zersetzt; die bekannteste Bildung der Milchsäure aus Milchzucker, d. h. die Erscheinung, daß Milch sauer wird und dadurch ihre Eiweißkörper gerinnen, wird ebenfalls nur von einer bestimmten Zahl von Arten bewirkt. Diese Formen verfügen über das Enzym Laktase, das den Milchzucker in Traubenzucker und Galaktose spaltet, die dann vergoren werden.

Typische Milchsäurebakterien würden wir nur solche zu nennen haben, welche diese Säure in sehr erheblichem Maße produzieren. Darüber ist nicht zu vergessen, daß auch im Stoffwechsel sehr vieler anderer, vielleicht übertreibt man nicht, wenn man sagt, aller andern Spaltpilze etwas Milchsäure gebildet wird, die sich aber nicht in großen Mengen ansammelt, z. T. weil sie nach Maßgabe ihrer Entstehung sofort weiter verarbeitet wird; und sodann gibt es Zwischenformen, welche keine allzu erheblichen Mengen von Milchsäure bilden, darum keine wahre Milchsäuregärung erregen, immerhin aber doch ganz stattliche Säuremengen produzieren. Hier wäre z. B. das *Bact. aromaticum* zu nennen, das wir am Schluß dieses Abschnittes noch kennen lernen werden. U. a. wird sodann von *Leuconostoc mesenteroides*[2]) oder vom Choleraerreger u. v. a. m. erzählt, daß sie Milchsäure bilden.

Was nun die Erreger echter Milchsäuregärung anlangt, so handelt es sich um viel untersuchte und umstrittene, oft sehr schwer gegeneinander abzugrenzende Formen, die so viel gemeinsam haben, daß sie unbeweglich sind und daß sie keine Sporen bilden. Wir können zur besseren Übersicht vier Gruppen unterscheiden.[3])

Zur ersten Gruppe zählen wir die Formen, welche sich nach der Gramschen Methode (S. 112) färben lassen, sodann das gemeinsame Merkmal haben, daß sie auf künstlichen, starren Böden nicht allzu üppig

1) Diese und die folgenden Gärungsgleichungen sind entnommen: Jensen, O., B. C. II., 1909, Bd. 22, S. 305. Die Stoffe sind in Wasser gelöst zu denken. Als Einheit sind kg-Kalorien („große Kalorien", vgl. S. 398, Anm.) gewählt.

2) Maaßen, A.

3) Löhnis, F., B. C. II., 1907, Bd. 18, S. 97

gedeihen und kein Gas produzieren. „Kein Gas" ist wohl jederzeit so zu verstehen, daß keine deutliche Gasentwicklung sich bemerkbar macht; größere oder geringere Mengen von Atmungskohlensäure dürften gleichwohl stets nachweisbar sein.

Zu dieser Gruppe gehört der wichtigste Erreger der Sauermilch, eine Form, die als *Streptococcus acidi lactici, Str. lacticus, Bacterium lactis, lactis acidi, Bact. Güntheri, B. lacticum* bezeichnet wird. Wie man sieht, herrscht hier ein buntes, bei einer so wichtigen Art nicht erfreuliches Durcheinander von Namen, das z. T. h. daher rührt, daß der betr. Spaltpilz bald als Kugelbakterium mit häufig kettenförmig aneinandergereihten Zellen auftritt, bald als Stäbchen und zwar als Kurzstäbchen. Auch kommen lanzettförmige Doppelkokken vor, denen des *Str. lanceolatus* (S. 189), einer der wichtigsten pathogenen Kokkenarten gleichend. Da echte Kokken, wie wir sie früher (S. 189) definierten, nicht in der Form von Kurzstäbchen auftreten[1]), halten wir den Gattungsnamen *Bacterium* für den richtigen[2]) und wollen ihn hier, um einen Artnamen zu haben, der nicht zu Verwechslungen Anlaß gibt, *B. Güntheri* nennen.[3]) Diese Form ist also fast stets in Sauermilch anzutreffen und säuert mit wie ohne Luftzutritt; exakte Untersuchungen über die Beeinflussung durch die Menge zutretenden Sauerstoffes fehlen noch, doch bevorzugt er offenbar geringe Sauerstoffspannung für seine säuernde Tätigkeit. Das Minimum der Temperatur liegt bei etwa 10—12, das Optimum bei 30—35°. Man unterscheidet viele Stämme dieser Art, die aber weder in morphologischer noch in physiologischer Beziehung ganz durchgreifende Unterschiede aufweisen. Wie bei anderen Milchsäurebakterien gibt es auch Stämme, die Schleim bilden und so unter Umständen Milchfehler bedingen, daneben aber auch genießbare Milchpräparate liefern, so die „lange Wei" in Holland. Schleimbildende und nicht schleimbildende Stämme können ineinander übergeführt werden (vgl. S. 223). Von manchen Autoren werden auch nähere Beziehungen dieser Art zu pathogenen Kokken, z. B. *Str. pyogenes*, konstruiert; aus den Stämmen unseres Milchsäurebakteriums sollen sich pathogene Formen in Anpassung an bestimmte Ernährungsbedingungen (Eiweißzerspaltung) herausgebildet haben. Auch der Erreger einer Euterentzündung der Kühe, der *Streptococcus* der gelben Galt, gehört in diesen Verwandtschaftskreis. Die Gelatine wird von den genannten Formen nicht verflüssigt, darin unterscheidet sich von ihnen der *„Streptococcus" apis*, ein Erreger von Bienenfaulbrut.

1) Müller, L., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 468; Wolff, A., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 55. 2) Anderer Meinung ist Löhnis, F., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 553.
3) Allerdings wäre aus Prioritätsgründen *Bact. lactis* richtiger.

Eine zweite Gruppe von Milchsäurebakterien ist dadurch ausgezeichnet, daß sie sich nach Gram nicht färbt, auf künstlichen, starren Böden zu größeren, häufig kuglig-schleimigen Kolonien heranwächst und bei der Vergärung der Milch reichlich Gas entbindet. Hierher gehört *Bacterium acidi lactici* (nahe verwandt mit ihm ist *Bact. lactis aërogenes* (vgl. S. 222)). Die Form der Zellen dieser Art ist ganz die gleiche wie die der Zellen des *Bact. coli*, von diesen in morphologischer Beziehung somit nur durch den Mangel an Geißeln zu unterscheiden. Auch ihm hat man mit pathogenen Formen in Beziehung zu setzen versucht, nämlich mit *Bact. pneumoniae*, der gelegentlich Bronchitis und Pneumonie erregt. Er ähnelt ihm in der Form seiner Kolonien auf Gelatine; wieweit sonst diese Parallele berechtigt ist, entzieht sich meinem Urteil. Über die Zusammensetzung der Gärungsgase vgl. das auf S. 222 Gesagte. Auch *Bact. acidi lactici* ist häufig Erreger der Milchsäuerung und findet sich mit *Bact. Güntheri* oft vereint; auch er ist fac. anaerob, säuert aber im Gegensatz zu jenem bei Luftzutritt mindestens ebensogut wie ohne Sauerstoff und liebt etwas höhere Temperatur; 15°, 30—40° und 45° sind die Kardinalpunkte der Temperatur. Diese beiden Formen, *Bact. Güntheri* und *Bact. acidi lactici*, sind also die wichtigsten Spaltpilze, denen wir den Genuß der Sauermilch verdanken.

Zur dritten Gruppe gehören schlanke, stäbchenförmige Milchsäurebildner, übrigens, wie es scheint, von außerordentlich variabler Gestalt, gegenüber der Gramschen Färbung sich stets positiv verhaltend und mäßige Gasmengen produzierend. Die wichtigsten Arten gehören zu dem Artenkreis von *Bact. caucasicum* („*Bacillus lactis acidi*"). Charakteristisch für *Bact. causicum* ist die Agarstichkultur, die das Bild eines „umgekehrten Tannenbaums" darbietet. Auch jenes *Bact. casei*, das wir oben erwähnten (S. 223), gehört hierher, ferner auch der „technische Milchsäurespaltpilz, *Bact. Delbrücki*[1]), den wir schon in seiner Bedeutung für den menschlichen Haushalt kennen gelernt haben. Von allen den bisher genannten unterscheidet dieser letzte sich wesentlich dadurch, daß er Milchzucker nicht angreifen kann, somit z. B. nie als Milchsäuerer aufzutreten vermag. Die Fähigkeit zur Bildung von „Laktase" fehlt ihm. Für die Vertreter dieser ganzen Gruppe ist in biologischer Hinsicht besonders zu beachten, daß es mehr oder minder thermophile Formen sind. Für *Bact. Delbrücki* wissen wir das schon. Aus Yoghurt ist eine hierhergehörige Art rein gezüchtet worden, die bei 22° nicht wuchs, selbst bei 37° nur dürftig, und ihr Optimum zwischen 45 und 50° hatte. Dem Sauerstoff gegenüber sind sie eher aerophob. Manche Formen zeigen

1) Vgl. auch Henneberg, W., B. C. II, 1904, Bd. 11, S. 144.

gelegentlich sprossende Verzweigung und wurden wohl auch mit *Streptothrix* in verwandtschaftliche Beziehung gebracht.

Endlich hören wir noch von einer vierten Gruppe von Milchsäurebakterien, typischen Kokken, die nicht als Streptokokken, sondern einzeln, zu zweit als Diplokokken, oder endlich als Staphylokokken auftreten. Hierher gehört: *Micrococcus lactis acidi*, der wie *Bact. caucasicum* und Genossen als thermophil bezeichnet werden darf. Als pathogene Parallelgruppe wird *M. pyogenes* aufgefaßt.

Wir werfen nun noch einen Blick auf diese und verwandte Formen in ihrer Bedeutung für den Haushalt der Menschen. Daß bei uns die Sauermilch in erster Linie durch *Bact. Güntheri* und *acidi lactici* gesäuert wird; haben wir schon gehört, desgl. daß letzteres zumal bei etwas erhöhter Temperatur, ferner bei reichlicher Lüftung die erstere, im allgemeinen wichtigere Form unterstützt. Durch die entstehende Milchsäure werden die Eiweißkörper der Milch zur Gerinnung gebracht, und diese wird „dick". Nun lehrt uns die Physiologie, daß vielfach auch in höheren Pflanzen sowie Tieren das sog. Labenzym (Chymosin) vorkommt, das auch bei neutraler Reaktion, jedenfalls ohne Säurewirkung, Eiweißkörper zum Gerinnen bringt: Das Kasein wird in Parakasein und gelöstes Molkeneiweiß gespalten, das erstere fällt aus unter dem Einfluß der Erdkalisalze der Milch. Chymosin aus Pflanzen wurde „in neuerer Zeit" in den Käsereien benutzt; meist wird es aus den Mägen von Kälbern gewonnen; und so muß sich die Frage einstellen, ob auch typische Milchsäurebakterien unabhängig von ihrer Säurebildung durch ein Lab-Enzym die Milch zum Stehen bringen. Da finden wir die Angabe, daß dem allerdings vielfach so ist. Neben andern Bakterien (*B. prodigiosum*) wird Labwirkung auch manchen der oben genannten Formen zugeschrieben; man hat darauf geschlossen, weil die Eiweißkörper schon gerinnen, wenn die Reaktion der Milch erst schwach sauer ist. Eine ausreichende Bearbeitung dieser Frage, über welche übrigens manche Forscher mit beneidenswerter Leichtigkeit hinweggehen, fehlt aber noch. Für Labwirkung soll charakteristisch sein, daß die Koagulation der Milch von unten nach oben fortschreitet. Auch tritt bei Labwirkung „lockeres", bei Säurewirkung „strammes" Gerinsel auf. Wir finden angegeben, daß Bakterien, die labende Wirkung ausüben, gleichzeitig auch stets proteinlösend (peptonisierend) wirken. Züchtet man sie auf geeignet hergestellten Milchagarplatten, so bildet sich um sie herum ein weißes Gerinnungsfeld. Gleiches erfolgt natürlich auch bei der durch Säurebildung erfolgenden Gerinnung; doch soll sich im ersten Fall das Feld durch zugefügte

1) v. d. Beck, B. C. II, 1906, Bd. 17, S. 366.

normale Lauge nicht auflösen, wodurch eine Unterscheidung möglich wäre.

Nun gibt es, wie allbekannt, noch eine ganze Zahl anderer, exotischer, z. T. auch bei uns eingeführter und beliebter Milchpräparate, und wir wollen einige der wichtigeren mit Rücksicht auf die Rolle, welche Milchsäurebakterien bei ihrer Herstellung spielen, besprechen.

In den Kaukasusländern wird seit alters Kefir[1]) bereitet, indem Milch in ledernen Schläuchen, neuerdings auch in irdenen Gefäßen mit den Kefirkörnern versetzt und der Vergärung überlassen wird. Der nach zwei Tagen fertige Kefir wird für den Gebrauch abgezogen, ein Teil wird stets im Inneren des Gefäßes belassen und neue Milch zugegeben. Von Zeit zu Zeit werden Kefirkörner, die an Masse und Menge allmählich zunehmen, herausgenommen, sorgfältig getrocknet und zu späterem Gebrauch aufbewahrt. Fertiger Kefir ist nun eine moussierende, schwach alkoholische Flüssigkeit, die sauer schmeckt und in welcher sich das Kasein, in einem sehr feinen flockigen Zustand gefällt, vorfindet. Je älter der Kefir wird, um so mehr wird das Kasein peptonisiert und das Getränk dünnflüssiger. Die Milch wird also im wesentlichen derart verändert, daß der Milchzucker zum Teil in Alkohol und Kohlensäure vergoren, zum Teil aber in Milchsäure verwandelt wird und die Eiweißkörper gleichzeitig in der eben angegebenen Weise verändert werden; es ist nun die Frage, welche Mikroben dabei mitwirken und sich in den Kefirkörnern vorfinden. Was zuerst die uns hier am meisten interessierenden Milchsäurebakterien angeht, so ist *Bact. caucasicum* in jungen Kefirkörnern anzutreffen, aber keineswegs zur Herstellung des Kefirs unbedingt nötig, vielmehr können die stets und zwar auch in älteren Körnern vorhandenen *Bact. Güntheri* und *acidi lactici* die Säuerung ebensowohl übernehmen. Sie dürften überhaupt stets die Hauptrolle spielen, da die Herstellung des Kefir bei so niederer Temperatur zu erfolgen pflegt (ca. 17 Grad), daß jene thermophilen Formen wie *Bact. caucasicum* dafür weniger geeignet sind.

Von weiteren Mikroben führen nun Kefirkörner immer Hefen, und man nahm bisher stets an, daß diese den Milchzucker in Alkohol und Kohlensäure vergärten. Nach neueren Untersuchungen sollen sie aber neben dieser Wirkung, die mehr nebensächlich ist, die Milchsäurebakterien bei ihrem Werk günstig beeinflussen, Kasein peptonisieren und ihnen so gute Stickstoffquellen zur Verfügung stellen. Es findet sich ferner stets ein als *Bac. esterificans* benannter Spaltpilz, zu den Buttersäurebakterien gehörig, der reichlich Alkohol bildet und wahr-

1) Kuntze, W., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 101.

scheinlich in dieser Hinsicht wichtiger ist als die Hefe. Sodann ist er gemeinsam mit einem zweiten Sporenbildner, *Bacillus Kefir*, gleichfalls einem Buttersäurebildner, für die fein flockige Ausfällung der Eiweißkörper, die guten Kefir charakterisiert, verantwortlich zu machen. Jene Hefe soll dafür sorgen, daß die Buttersäurebazillen keine übermäßige Buttersäuregärung in die Wege leiten können. So soll denn im Kefir zuerst eine gelinde Buttersäuregärung einsetzen; gleichzeitig findet Alkoholbildung und Kaseinfällung statt. Die Hefe hindert das Überhandnehmen dieser Buttersäurebildner und begünstigt die Milchsäurebildner. In ganz altem, endlich verderbendem Kefir nehmen schließlich die Buttersäurebakterien überhand. Will man auf Grund dieser Erfahrungen Kefir mittels Reinkulturen sich herstellen, so gibt man zu einer kleinen Probe steriler Milch *Bac. esterificans*, *Bac. Kefir*, *Bact. Güntheri* und eine beliebige aus Kefir isolierte Hefe, läßt 24 Stunden bei 20 Grad vergären und fügt einige ccm davon zu saurer Milch, die in größeren Flaschen unter mehrmaligem Schütteln zuerst bei mäßigen Luftzutritt, dann fest verschlossen 24 Stunden aufbewahrt werden.

Ein dem Kefir ähnliches Präparat ist Airan[1]), aus Ziegenmilch bereitet, mit etwas geringerem Alkoholgehalt. Sodann der bekannte Kumys[2]), die in den südrussischen Steppen aus Milch von Stuten bereitete Sauermilch, wie der Kefir alkoholhaltig, aber durch weitergehende Peptonisierung der Eiweißkörper ausgezeichnet.

Während die genannten Milchpräparate flüssige, wenngleich zähflüssige Getränke sind, zeichnet sich die armenische Sauermilch, der Mazun[3]), durch geleeartige Konsistenz aus, ein Milchprodukt, das selbst als Nahrungs- und Genußmittel dient und zur Butterbereitung umfangreiche Verwendung findet. Zu Büffel-, Schaf- oder Ziegenmilch, die gekocht oder eingedampft wird, setzt man nach dem Abkühlen auf ca. 40 Grad alten „Mazun" hinzu und stellt die Milch neben den Herd, bewahrt sie also bei ziemlich hoher Temperatur auf. Hier ist somit Gelegenheit für die Tätigkeit thermophiler Milchsäurebildner, und tatsächlich finden sich solche im Mazun immer vor, es handelt sich um Langstäbchen, das sog. *Bact. Mazun*, das in Wirklichkeit offenbar mit *Bact. caucasicum* identisch ist. Mazun unterscheidet sich von unserer Sauermilch, abgesehen von der zäheren Konsistenz, durch den Gehalt an aromatischen, angenehm riechenden Stoffen, welche neben geringen Mengen von Alkohol

1) Kuntze, W., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 101. Makrinoff, S., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 374.

2) Rubinsky, K., B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 161.

3) Düggeli, B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 577. Weigmann, Gruber, E., Huß, H., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 70.

von einer Hefenart gebildet werden. Außerdem finden sich noch Milchsäurebakterien, die zu *Micr. lactis acidi* zu stellen sind. Die Säurebildung, zumal durch *Bact caucasicum*, kann so stark werden, daß der Mazun dadurch ungenießbar wird.

Sehr nahe verwandt mit Mazun ist das ägyptische Leben raib, ferner der sardinische Zioddu. Der *„Streptobacillus Lebenis“* und der *„Bac. sardous“*, die in diesen Präparaten die Säuerung bewirken, sind mit *Bact. caucasicum* identisch.[1])

Auch in der bulgarischen Sauermilch, Yoghurt[2]), ist als Säurer *Bact. caucasicum* tätig, denn *Bact. „bulgaricum“* ist nur ein Synonym. Neben ihm wird hier noch erwähnt das Vorkommen eines sog Körnchenbazillus, der sich von jenem unterscheidet dadurch, daß sein Temperaturoptimum etwas niedriger liegt und er gegen Austrocknen empfindlicher ist. Seine Bezeichnung rührt daher, daß er reichlich Volutin speichert. Es handelt sich dabei offenbar um eine Form des *Bact. caucasicum*. Neben diesen Formen wird im Yoghurt auch noch ein Diplokokkus erwähnt, der Milch säuert; offenbar gehört er zu *Micrococcus lactis acidi*. Was die Herkunft der Milchsäurebakterien im Yoghurt anlangt, so hat man die Meinung ausgesprochen, daß sie im Magen junger Wiederkäuer und Füllen ihre eigentliche Heimat haben.

Zumal in recht heißen Gegenden, wo die Milch schnell verdirbt, ist die Verwendung solcher gesäuerter darum verhältnismäßig haltbarer Milchpräparate von großer Bedeutung; so wird es uns nicht wundern, zu hören, daß auch in Ostindien (Kalkutta) in fast jedem Haushalt ein die Milch säuerndes „Ferment“ vorrätig gehalten wird und sich von einer Generation auf die andere vererbt, sog. Dadhi. Die Milch wird gekocht, bis auf 40 Grad abgekühlt, beimpft und warm gestellt. Also auch hier fungieren wie im Mazun, Leben, Yoghurt und im Gegensatz zum Kefir thermophile Säurer, der sog. *Streptobacillus Dadhi*; er säuert sehr stark, bewirkt aber sonst an der Milch keine Veränderung, bildet kein Gas und ist, wie es scheint, gleichfalls das *Bact. caucasicum*. Das gute Aroma, welches Dadhi auszeichnen soll, und andere Veränderungen der Milch als Säurebildung sind auf Kosten von Mikroben zu setzen, die in dem „Ferment“ mit *Bact. caucasicum* vergesellschaftet sind.[3])

Als lange Wei bezeichnet man in Holland nnd als tjätmolk (Dichtmilch) in Schweden schleimige Molken, die für die Käseherstellung dienen. Die Schleimbildung wird bewirkt durch die Tätigkeit des *Strep-*

1) Vgl. auch White, B., u. Avery, O. F., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 161.

2) Lürssen, A., u. Kühne, M., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 234. Kuntze, W., B. C. II, 1908, Bd. 21, S. 737.

3) Chatterjee, G. C., B. C. I, Or. 1910, Bd. 53, S. 103.

tococcus hollandicus, einer Milchsäurebakterie, die als schleimbildende Rasse des *Bact. Güntheri* anzusprechen ist. Interessant ist es, daß *Str. hollandicus* auch im russischen Dongebiet[1]) zur Herstellung einer Sauermilch dient. Übrigens wird es uns nach allem, was wir schon gehört haben, nicht weiter wundern, daß auch dieser *Streptococcus* in verschiedenen Formen vorkommt. So wächst eine Form auf üblichen Fleischpeptonböden bei Zimmertemperatur, während es für die andere charakteristisch ist, daß sie auf Peptonböden nur schwer zum Wachsen zu bringen ist. Der Säuerungsvorgang durch *Str. hollandicus* unterscheidet sich von dem durch *Bact. lactis acidi* dadurch, daß er langsamer verläuft, endlich aber zum selben Säuregrad führt. *Bact. caucasicum* ist durch Bildung stärkerer Säuerungsgrade ausgezeichnet.

Die große Rolle der Milchsäurebakterien in der Milchwirtschaft würden wir natürlich nur dann ganz würdigen können, wenn wir auch ihre Bedeutung für die Butter- und Käsebereitung berühren wollten, doch würde uns das zu weit führen.[2]) Wir ziehen vor, statt dessen die Bedeutung der genannten Spaltpilze für andere Gewerbe ins Auge zu fassen, z. B. für die Bäckerei.[3])

Es handelt sich dabei um die Teiggärung, die jederzeit mit Milchsäuregärung verknüpft ist. Zuerst die sog. spontane Teiggärung, die man studieren kann, indem man Mehl und Wasser zusammenrührt und sich selbst überläßt. Der Teig wird sauer und „geht", und zwar wird diese Lockerung und Säuerung hervorgerufen durch die Tätigkeit eines milchsäure- und gasbildenden Spaltpilzes, der sich von von *Bac. coli*, und zwar dem echten, sog. „Darmcoli", nur durch Gelatineverflüssigungsvermögen und durch seine Gasbildung unterscheidet. Er wurde als *Bact. levans* von *coli* abgetrennt, auch einfach als „Mehlcoli" bezeichnet. Derselbe findet sich stets an Getreidekörnern und kommt so ins Mehl. Auch einige aus „gärendem Gras" zu gewinnende „Gras-coli"-Arten sind mit ihm identisch, andere aber nicht, gleichen vielmehr einer weiteren, nahe verwandten Form, dem *Bact. enteritidis*, welcher Paratyphus erregt. Beachtenswert ist es, daß man aus Gras fast stets bewegliche Arten erhält; unbewegliche Formen, die also zu *Bact. acidi lactici* gehören, finden sich fast nie in Gras oder an ähnlichen Standorten, — so leicht sie auch aus Sauermilch zu gewinnen sind (vgl. auch S. 222). — Während also bei der

1) Makrinoff, S., B. C. II, 1910, Bd. 26, S 374.

2) Vgl. darüber Weigmann in Lafars Hdb. u. Jensen, O., B. C. II, 1912, Bd. 32, S. 202 u. Sorini, G., ebenda. S. 406

3) Maurizio, A., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 573. Burri, R., u. Holliger, W. B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 99. Burri, R. u. Düggeli, B. C. I, Or. 1909, Bd. 49 S. 145.

spontanen Teiggärung ein und derselbe Mikrobe, *Bact. levans*, für Lockerung und Säuerung sorgt, ist das anders im Sauerteig. Ähnliche Formen, nach anderen Angaben *Bact. Güntheri* und *Bact. acidificans longissimum*, das in die Gruppe des *Bact. caucasicum* gehört, bewirken die Säuerung; diese hat aber nur den Vorteil, daß unerwünschte Nebengärungen im Sauerteig ausgeschlossen werden, das „Aufgehen" des Sauerteiges wird durch Hefegärung bewirkt; die dieser entstammende Kohlensäure lockert den Teig, die gleichzeitige Alkoholbildung durch die Hefe hat den Vorteil, daß Schimmeln des Sauerteiges verhütet wird. Auch die Preßhefe enthält Milchsäurebakterien. Wenn bei Preßhefe und Sauerteig gasbildende Bakterien (wie *B. levans* bei der spontanen Gärung) als Lockerer keine Rolle zu spielen vermögen, so liegt das daran, daß sie durch die genannten nichtgasbildenden energischen Milchsäurer (*B. Güntheri*) unterdrückt werden. Allerdings sind auch Sauerteigproben bekannt geworden, in denen die Lockerung infolge des Zurücktretens von Hefen und jener starken Säurebildner durch gasbildende Bakterien, ähnlich dem *Bact. levans* bewirkt wird.

Im Anschluß an die Teiggärung ist der nationalpolnischen Fastenspeise „Zur" zu gedenken. Es handelt sich dabei um Roggenmehlteig, der mit Wasser angerührt und der Vergärung durch Hefe und Säuerung durch Milchsäurebakterien, *Bact. Güntheri*, überlassen wird. Das Zur beherbergt Reinkulturen der Hefe und des Milchsäurebakteriums; alle anderen Mikroben sind durch Alkohol und Milchsäure im Wachstum gehemmt.[1])

Auch die Sauerkrautbereitung[2]) ist ein Vorgang, der von der Tätigkeit der Milchsäurebakterien abhängt. Nach dem Zerschneiden der Kohlköpfe werden die Schnitzel gesalzen, in Gärbottiche eingestampft und mit beschwertem Deckel belastet. Die osmotische Wirkung des Salzes hat zur Folge, daß der Zellsaft alsbald als „Brühe" austritt, und in dieser stellt sich Säuerung und Gasentwicklung ein. Während die Gasentwicklung durch die alkoholische Gärung von Hefen bewirkt wird, beruht die Säuerung auf der Tätigkeit von Milchsäurebakterien, vor allem einer als *Bact. Brassicae* bezeichneten Form des *Bact. Güntheri*: Daneben kommen noch andere, schlanke, bewegliche Formen vor, die schwach ansäuern. Thermophile Milchsäurebakterien fehlen begreiflicherweise, da die Säuerung bei niederer Temperatur (6—12 Grad) zu verlaufen pflegt. Wieweit sich der Bottich infolge der Gärung erwärmt, ist

1) Teichert, K., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 376.

2) Wehmer, C, B. C. II, 1903, Bd. 10, S. 625 und 1905, Bd. 14, S. 682. Henneberg, W., B. C. II, 1904, Bd. 11, S. 187.

mir allerdings unbekannt. — Wie es scheint, ist die wirksame Bakterienflora nicht immer dieselbe; denn in einem anderen Falle konnten langstäbchenförmige, energisch säuernde Bakterien in der Krautbrühe gefunden werden, deren Temperaturoptimum zuerst bei 36 Grad lag, später mit fortschreitender Säuerung auf 28 Grad sank. Der Gehalt an freier Milchsäure stieg dabei bis fast $1^1/_2\%$. Auch hier kann die Säuerung so stark werden, daß die Milchsäurebakterien endlich in ihren eigenen Produkten absterben.

Schließlich sei daran erinnert, daß Milchsäurebakterien auch bei der Zubereitung mancher Biere von Bedeutung sind. Das Berliner Weißbier verdankt seine erfrischenden Eigenschaften zum großen Teil seinem Milchsäuregehalt, der darauf beruht, daß die Kohlehydrate der Würze nicht nur durch Alkoholhefen vergoren, sondern auch zum Teil durch Bakterien in Milchsäure überführt werden. Es handelt sich hierbei um den „*Sacharobacillus*“ *Berolinensis* (Formen des *Bact. caucasicum*), ein langzelliges, nicht sporenbildendes Stäbchen.[1]) — Auch das Gingerbeer der englischen Haushaltungen wäre hier zu erwähnen.

Über der Bedeutung, welche die Milchsäuregärung für den Menschen hat, dürfen wir nun aber nicht vergessen, nach ihrer Bedeutung für die Spaltpilze selbst zu fragen. Zunächst ist klar, daß dieser Prozeß als energieliefernder Vorgang zu bewerten ist, und zumal dann, wenn anaerobe Milchsäuregärung stattfindet, als solcher in Betracht kommt. Diskutieren wir nun noch die Frage nach der Milchsäure als Kampfstoff, wozu unsre obigen Ausführungen gute Gelegenheit geben. Ganz offensichtlich ist zunächst, daß die Säure vielfach ihre Produzenten selbst hemmt, schädigt, ja tötet; so hörten wir von dem *Bact. brassicae*, daß es in Reinkultur in Kohlsaft gezüchtet, sich durch die eigene Säuerung endlich selbst mordet, auch von einer anderen Form des *Bact. Güntheri*, dem *Streptococcus apis* wird dasselbe berichtet. Andererseits kann man schlechterdings nicht übersehen, daß die Milchsäure in besonders zahlreichen Fällen den Konkurrenten der Milchsäurebakterien äußerst schädlich ist; oben haben wir ja eine ganz stattliche Zahl von Fällen betrachtet, in denen der Mensch daraus seinen Nutzen zieht (Milchsäuerung, Brennerei u. a. m.), und nur so ist es zu erklären, daß so oft die Milchsäurebakterien ganz allein oder fast allein das Feld beherrschen. Natürlich finden wir auch hier wieder, daß die Widerstandskraft der verschiedenen Wesen gegen Milchsäure sehr verschieden ist. Das Studium der Sauerkrautgärung hat ergeben, daß bestimmte sog. Kahm-

1) Henneberg, W., B. C. II, 1902, Bd. 8, S. 184. Rommel, W., ebenda, 1911, Bd. 30, S. 655.

hefen, ferner das *Oidium lactis*, der Milchschimmel, von freier Milchsäure als Kohlenstoffquelle sogar besonders gut leben können, sie verarbeiten und so zum Verschwinden bringen. Diese aus dem Feld zu schlagen, würde also den Milchsäurebakterien nicht wohl gelingen, dürfte aber für sie auch nicht von Belang sein, da sie einmal selbst die Milchsäure nicht verzehren und ferner jene Organismen als sehr luftliebende Wesen andere Ansprüche an die Umgebung machen, somit keine wahren Konkurrenten der Milchsäurebakterien sind. Höchstens indirekt könnten sie schaden dadurch, daß sie den Kampfstoff vernichten. Diese Gefahr ist aber auch nicht groß, weil dann, wenn die Kahmhefen die Milchsäure zum Verschwinden bringen, die wahren Feinde der Milchsäurebildner, z. B. die Buttersäurebakterien, wohl immer schon lahmgelegt sind. — Die hemmende Wirkung der Milchsäure richtet sich natürlich nicht allein gegen andere Bakterien; vielmehr können auch kräftige Milchsäurebildner durch ihre Gärtätigkeit andere Milchsäurebakterien, welche weniger große Dosen dieser Säure vertragen, vernichten oder hemmen. Wir haben z. B. gesehen, daß im Sauerteig gewisse Bakterien, die wenig Milchsäure (aber Gas) produzieren, unterdrückt werden durch nicht gasbildende starke Säurebildner. Es sind das ganz dieselben Verhältnisse, welche wir, nebenbei gesagt, bei der Wirkung des Alkohols antreffen. Alkoholbildende Mikroben verdrängen aus gärenden Mosten usw. andere Wesen, die keinen Alkohol bilden; sodann werden aber auch Hefen, die wenig Alkohol produzieren und vertragen, durch solche Hefen unterdrückt, welche eine stärkere alkoholische Gärung unterhalten.

Die ausschließende Wirkung der Milchsäure zeigt sich besonders dann sehr deutlich, wenn wir die in gewöhnlicher Milch erfolgende Bakterienmetabiose betrachten. Folgen wir den Ausführungen eines Forschers, der diese schildert.[1]) Zuerst tritt in Milch die sog. Vorflora auf, d. h. solche Formen, die schon durch sehr geringe Mengen Milchsäure ($^1/_2$ ccm normaler Milchsäure in 100 ccm) gehemmt werden. Bei niederer Temperatur besteht die typische Vorflora aus Kokken, die vom Euter stammen, sodann aus Verwandten des *Bact. fluorescens*. Wäre die Temperatur höher, so würden sich Vertreter der Heu- und Buttersäurebazillengruppe zeigen. Neben solch typischer Vorflora zeigt sich auch eine mehr „akzidentelle"; hierher gehören viele Arten, die Milchfehler bedingen, auch pathogene Formen, Harnstoffvergärer, die bei unreinlichem Betrieb in die Milch gelangen. Dann setzt aber die sog. Hauptflora ein, bestehend aus milchsäurebildenden Arten. In der ersten Phase

1) v. d. Leck, J., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 366.

der Hauptflora zeigen sich Formen, die zwar mehr Säure als die Vorflora, aber doch nicht allzuviel Säure vertragen, jedenfalls mehr als ein halbes Kubikzentimeter normaler Milchsäure in 100 ccm. Hierzu gehört *Bact. coli*, *Bact. aerogenes* (S. 222), endlich ein *Bact. aromaticum*, das ein fruchtätherartiges Aroma bildet; nähere Charakteristik desselben folgt gleich. Und dann endlich treten die typischen Milchsäurebakterien auf, die alles andere zurückdrängen, nur gewisse Hefen, die Milchzucker vergären (solche hatten wir ja z. B. im Kefir usw. angetroffen), Kahmhefen, sowie *Oidium lactis* (vgl. Sauerkrautgärung, S. 434) können sich noch behaupten. Bedingung für die Entwicklung typischer Milchsäurebakterien — das können wir schon aus früheren Ausführungen schließen — ist nicht zu niedrige Temperatur; unter 15 Grad treten nur *Bact. fluorescens* u. a. auf. *Bact. aromaticum* gedeiht gut bei 22—23 Grad; welche von den uns schon bekannten typischen Milchsäurebakterien sich entfalten können, hängt gleichfalls, das wissen wir auch schon, von der Temperatur in erster Linie ab.

Widmen wir nun jenem *Bact. aromaticum* als einer besonderen Form der Milchsäurebildner noch ein Wort! Es hat etwa die Form des *Bact. coli*, unterscheidet sich aber dadurch von diesem, daß es polar begeißelt ist, also genauer als *Pseudomonas aromatica* zu bezeichnen wäre. Durch die Beweglichkeit unterscheidet es sich andererseits von den typischen Milchsäurebakterien, die sämtlich unbeweglich sind, und ist vor diesen dadurch im Vorteil, zumal in geronnener, gelabter Milch, indem es spontan günstige Standorte aufsuchen kann. Sodann gibt uns das *Bact. aromaticum* noch Gelegenheit, auf eine Methode zur Unterscheidung ähnlicher Arten hinzuweisen, die wir bislang noch keine Gelegenheit hatten, zu erwähnen. Glykoside sind bekanntlich, so lehrt die Chemie, Stoffe, die gebildet sind durch die Vereinigung von Zuckerarten mit aromatischen Körpern, und manche Bakterien sind dazu befähigt, bestimmte Glykoside enzymatisch in die Komponenten zu spalten, andere nicht. Ein bekanntes Glykosid ist das Indikan, das gespalten werden kann in Traubenzucker und Indoxyl, welch letzteres unter dem Einfluß des Sauerstoffs der Luft in das bekannte Indigoblau übergeht. Züchtet man nun Bakterien auf indikanhaltigen Substraten, so werden sich ihre Kolonien blau färben, sobald sie das Indikan spalten können, und es zeigt sich nun, daß *Bact. aromaticum* diese Befähigung nicht hat, im Gegensatz zu *Bact. coli*, *Cladothrix*, *Bac. anthracis* u. a., so daß die Unterscheidung von den letzteren auf derartigen Nährböden nicht schwer ist. Ein anderes Glykosid, das durch *Bact. coli*, nicht aber durch *Bact. aromaticum* gespalten wird, ist das in der Rinde der Roßkastanie vorkommende Äskulin. Dies wird gespalten in Zucker und Äskuletin, und dies letzte Spaltungs-

produkt färbt sich bei Zusatz von Eisenoxydsalzen braungrün. Also ist auch die Spaltung des Äskulins durch Bakterien leicht nachzuweisen und als differentialdiagnostisches Merkmal zu verwerten.

Kehren wir zurück zur Frage nach der Kampfstoffnatur der Milchsäure, so ist auch in gesundheitlicher Beziehung die hemmende Wirkung der Milchsäure auf andere Bakterien sehr bekannt. Jedermann weiß, daß in saurer Milch pathogene Bakterien viel weniger zu fürchten sind als in nicht gesäuerter; auch ist bekannt, daß eine ganze medizinische Schule den möglichst reichlichen Konsum von milchsäurehaltigen Produkten empfiehlt, um Bakterien, die sonst im menschlichen Darm eine schädliche Tätigkeit entfalten, zu hemmen und so zur Gesundheit und zum längeren Leben des Menschen beizutragen.

Werfen wir im Zusammenhang damit einen ganz flüchtigen Blick auf den Bestand der Bakterienflora des Magen- und Darmtraktus höherer Wesen an starken Milchsäurebildnern![1]) Daß die Mikrobenflora des Yoghurt und ähnlicher Präparate aus dem Magen von Schafen, Kälbern, Füllen usw. stammen dürfte, haben wir schon gehört; in Labmägen konnte man *Bact. casei* in verschiedenen Formen nachweisen, jene Art, die, zur Gruppe des *Bact. caucasicum* gehörig, u. a. für die Reifung des Emmenthaler Käses von großer Bedeutung ist. Auch *Bact. Güntheri* ist im Darmtraktus der Rinder nachgewiesen worden.

Beim Menschen finden sich im Magen, zumal bei Erkrankungen, lange Milchsäurebakterien, die an Säure derart gewöhnt sind, daß ihnen die Salzsäure des Magens nichts schadet; sie bedürfen sogar zu ihrem Wachstum saurer Substrate. Außer ihnen fand sich z. B. noch *„Pediococcus“ acidi lactici*, vielleicht identisch mit *Micrococcus lactis acidi*. Ferner eine Form, die dem *Bact. Delbrücki* sehr nahe steht.

Im Säuglingsstuhl finden sich, sobald die Ernährung mit Milch beginnt, lange, gerade Stäbchen, deren Optimum bei 37 Grad liegt, die bei 22 Grad nicht mehr wachsen, unter Umständen echte Verzweigung aufweisen; das sog. *Bact. acidiphilum*; auf festen Nährböden können seine Kolonien eigenartige Ausläufer, „Ranken“, bilden; auch bei erwachsenen Menschen ist es anzutreffen; es verträgt viel Säure und bildet reichlich Säure, ob vorwiegend oder ausschließlich Milchsäure, ist wohl noch fraglich. Von dieser Form, die vielleicht auch in den Formenkreis der langstäbigen, thermophilen Milchsäurebakterien gehört, wird angenommen, daß sie vielleicht durch ihr Säurebildungsvermögen das Aufkommen schädlicher Fäulniserreger im Darm verhindert.

Bevor wir die Milchsäuregärung verlassen, müssen wir noch zwei

1) Lit. bei Kuntze, W., B. C. II, 1908, Bd. 21, S. 737.

Punkte kurz berühren. Wir sprachen bis jetzt immer von der Milchsäure: in Wirklichkeit, so lehrt uns die Chemie, kommt diese Säure in zwei sog. stereoisomeren Modifikationen vor, der Rechts- und der Linksmilchsäure. Außerdem gibt es noch die inaktive Milchsäure, bestehend aus gleichen Teilen beider eben genannter Modifikationen. Zuerst war man der Ansicht, daß die „Gärungsmilchsäure" stets inaktiv sei, bis man auch Bakterien entdeckte, welche Rechts- und sodann auch solche, die Linksmilchsäure produzieren. Von den uns bekannten Gruppen bilden die zu *Bact. Güntheri* gehörigen meist die linksdrehende Modifikation, seltener die inaktive oder die rechtsdrehende. Andererseits wird von *Bact. acidi lactici* und Verwandten fast stets rechtsdrehende Milchsäure gebildet, seltener die anderen, während schließlich die Gruppe des *Bact. caucasicum* meistens Linksmilchsäure produziert. Übrigens spielen die Zuchtbedingungen hierbei sehr wesentlich mit, so daß man jedenfalls diese Frage zur sicheren Unterscheidung von Arten nicht benutzen kann.

Dies gilt auch für das uns schon bekannte *Bact. formicicum*, das bei Ernährung mit Mannit und anorganischen Salzen so reichlich Milchsäure bildet, daß es unter diesen Umständen als typisches Milchsäurebakterium bezeichnet werden darf. Es bildet bei Zufuhr von Mannit und Mineralsalzen reichlich Linksmilchsäure, bei Ernährung mit Mannit und Pepton inaktive Säuren in geringer Menge (aber viel Bernsteinsäure); eine andere, recht nahe stehende Form, die aus Zwiebelsaft isoliert worden war, bildet bei Zufuhr von Mannit und Mineralsalzen Rechtsmilchsäure.[1])

Schließlich noch ein Wort über den enzymatischen Charakter der Milchsäuregärung.[2]) Es ist gelungen, für *Bact. Delbrücki* (und *aërogenes*) den Nachweis zu führen, daß die Milchsäurebildung die Tätigkeit eines Endoenzyms ist, das offenbar mit der Zymase verwandt sein dürfte. Zwar gelang es nicht, wie bei den Alkoholhefen einen wirksamen Preßsaft aus den Kulturen dieser Spaltpilze zu gewinnen, immerhin konnte man doch die Bakterien durch Versenken unter Aceton abtöten, trocknen, mit Quarz zerreiben und auf diese Weise ein totes „Dauerpräparat" gewinnen, welches Zuckerlösungen in Lösungen von Milchsäure überführte. Dies geschah auch dann, wenn man die Lösungen durch Toluolzusatz vergiftete, also die Wirksamkeit lebender Bakterien bestimmt ausschloß außerdem durch Kreidezusatz die entstehende Säure abstumpfte. Eigenartigerweise entstand bei Einwirkung solcher toten Massen des *Bact.*

1) Omelianski, V., B. C. II, 1904, Bd. 11, S. 177. vgl. auch Herzog, R. V. u. Hörth, F., Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 253.

2) Buchner, E., u. Meisenheimer, Lieb. Ann. 1906, Bd. 249, Heft 40.

Delbrücki inaktive Säure, während in den Kulturen des lebenden Spaltpilzes Linksmilchsäure nachweisbar zu sein pflegt. Vielleicht ist das so zu erklären, daß auch der lebende Spaltpilz zunächst die inaktive Säure bildet, von deren beiden Komponenten aber die Rechtssäure nach Maßgabe ihrer Entstehung sofort weiter abbaut, so daß Linksmilchsäure allein sich in den Kulturen ansammeln kann.

* * *

Wenn wir für die eben besprochenen Gärungen die Gärungsgleichungen aufstellen, d. h. Anfangs- und Endprodukte in Form einer chemischen Gleichung hinschreiben, so sehen wir, daß freier Sauerstoff nicht in diese Gleichungen eingeht, daß es sich nicht um Oxydationen durch freien Sauerstoff handelt. Da ihre Erreger sämtlich auch ohne freien Sauerstoff leben können, so können also auch diese Gärungen im luftleeren Raum erfolgen, andererseits gehen sie auch, so sahen wir, bei Luftzutritt von statten, es sei denn, daß ihre Erreger, wie die der Buttersäuregärung, anaerob sind.

Wenn wir jetzt einen Blick werfen auf die Essigsäuregärung des Alkohols, so sehen wir, daß diese sich von den bisher behandelten wesentlich unterscheidet: ihre Gärungsgleichung ist eine Oxydation, eben die Oxydation von Äthylalkohol zu Essigsäure und Wasser:

$$C_2H_6O + O_2 = C_2H_4O_2 + H_2O + 115 \text{ Kal.}$$

Sie kann also nur bei Luftzutritt erfolgen, ihre Erreger sind die aeroben Essigsäurebakterien.

Suchen wir uns zuerst über deren Morphologie[1]) und über die Abgrenzung der Arten zu unterrichten, so ist das nicht eben leicht, da die Spezialforscher auf diesem Gebiete in ihren Ansichten oft wesentlich differieren, überhaupt die eingehende morphologische Behandlung der in Betracht kommenden Arten nach botanischen Gesichtspunkten vielfach noch ein pium desiderium ist. Ganz allgemein gilt, daß es zum größten Teil unbewegliche Bakterien sind, deren Zellen Stäbchenform haben und die Sporenbildung vermissen lassen; häufig bilden sie Häute auf den alkoholischen Flüssigkeiten, die sie säuern, welche Häute bei den verschiedenen Arten nach Konsistenz und chemischer Zusammensetzung so verschiedenartig sein können, daß man physikalische und chemische Qualität der Haut mit zur Artabgrenzung heranzieht.

Im übrigen wollen wir, ohne uns zu verhehlen, daß es sich nur um eine Noteinteilung vorläufiger Art handelt, die Essigsäurebakterien

1) E. C. Hansen, vgl. Fischer, A., Vorles., u. Lafars Hdb. Bd. I.

einteilen, in die drei Gruppen der Bieressigbakterien, der Weinessigbakterien und der Bakterien der Schnellessigfabrikation.

Die Bieressigbakterien, denen die „freiwillige" Säuerung des Biers zu verdanken ist, sind morphologisch wohl noch am besten bekannt. Ursprünglich als *Bact. aceti* zusammengefaßt, werden sie heute in den drei Arten *Bact. aceti*, *Pasteurianum* und *Kützingianum* untergebracht. *Bact. aceti* und *Pasteurianum* sind Kurzstäbchen, die bei schneller Teilung sanduhrförmig eingeschnürt erscheinen und kettenförmig aneinandergereiht sind. *Bact. Kützingianum* bildet keine Ketten, ist sonst in der Gestalt der Zellen ähnlich. Charakteristisch ist die früher schon kurz erwähnte Färbbarkeit der Zellwand und deren Schleimhülle durch Jodlösung. Während *Bact. aceti* sich nicht durch Jod färbt, bläuen sich Zellwände und Schleimhüllen der beiden anderen Arten bei Zugabe von Jodlösungen. Der Stoff, der diese Färbung bedingt, ist unbekannt. Zu erwähnen ist, daß die Blaufärbung durch Jod bei *Bact. Pasteurianum* und *Kützingianum* durch Kultur auf Biergelatine vorübergehend verloren gehen kann, ja daß bei *Kützingianum* sogar der dauernde Verlust dieser Eigenschaft an einzelnen Zellen gelegentlich beobachtet werden konnte. Endlich zeigen sich Unterschiede in der Hautbildung. Bei 43 Grad auf „Doppelbier" gezüchtet, bildet *Bact. aceti* eine schleimige, glatte Haut, *Pasteurianum* eine solche mit trockener Oberfläche, dieser ähnlich ist die Haut von *Kützingianum*, die aber Neigung haben soll, an der Glaswand der Zuchtgefäße emporzuklettern.

Auch durch die Verschiedenheit ihrer Ansprüche an die Temperatur kann man die drei Arten unterscheiden: *Bact. aceti* entwickelt sich noch bei 4 bis 5 Grad, *Pasteurianum* bei 5 bis 6, *Kützingianum* bei 6 bis 7 Grad. Das Maximum liegt für die drei Arten bei 42, das Optimum bei etwa 34 Grad. Unsere drei Arten sind auch dadurch bekannt und deshalb häufig erwähnt worden, weil sie infolge von Züchtung bei erhöhter Temperatur eigenartige Formumbildungen ihrer Zellen aufweisen. Wir haben das im Kap. VIII besprochen.

Soweit die Bieressigbakterien! Über die Essigsäurebakterien, die in Weinessigfabriken, welche das Orleansverfahren anwenden, auftreten, unterrichten neuere Untersuchungen.[1]) Sie zeigen, daß diese Flora sehr wechselnd sein kann, und besteht aus unbrauchbaren, sog. wilden, und brauchbaren Kulturweinessigbakterien. Sie unterscheiden sich u. a. durch die Konsistenz ihrer Hautbildungen. Ist die Haut eine sog. Staubhaut, die leicht zerfällt, — das gilt z. B. für *Bact. ascendens* und *vini acetati*,

1) Henneberg, W., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 528. Vgl. auch Perold, J., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 13.

so trüben die Bakterien den Essig und sind unbrauchbar, trotzdem sie lebhaft säuern. Die gute Verwendbarkeit des *Bact. orleanense* beruht andererseits darauf, daß es ebenfalls stark säuert, aber eine feste zusammenhängende sog. Seidenpapierhaut bildet, die nicht untersinkt. Dieser Kulturweinessigbakterie ähnlich ist *Bact. xylinoides*, ebenfalls eine „brauchbare" Form, die sich u. a. dadurch unterscheidet, daß ihre Hautbildungen sehr verschieden ausfallen können, bald seidenpapierartig, bald schaumig, bald dick und zäh, wie bei der folgenden Art. *Bact. xylinum* endlich, eine unbrauchbare Art, ist durch dicke, gallertige Häute ausgezeichnet, die leicht untersinken, so die Zellen vom Sauerstoff entfernen, wodurch ihre säuernde Tätigkeit gehemmt wird. Auch säuert es sehr langsam und verleiht dem Essig einen schlechten Geruch. Mit Reinzuchten von *Bact. xylinoides* und *orleanense* konnte Essig im größeren Maßstab erfolgreich hergestellt werden; es trat in diesen Fällen schnelle Hautbildung auf der Weinessigmaische ein, damit ging parallel schnelle Säuerung, was für den Ausschluß schädlicher Mikroben, z. B. der „Kahmhefen" (vgl. unten), von großer Bedeutung ist, und der gewonnene Essig war „stets blank und sehr aromatisch". Die Oxydation verlief in den fraglichen Reinzuchten so lebhaft, daß sich die Flüssigkeit um volle 6 Grad über die Zimmertemperatur, die 25 Grad betrug, erwärmte. Die Zellen der genannten Weinessigbakterien sind kürzer oder länger stäbchenförmig, neigen gleichfalls zur Involution, Aufbauchung, Krümmung usw. Sie lassen sich teilweise durch die Kardinalpunkte der Temperatur, die begreiflicherweise zumal für die Praxis von Bedeutung sind, unterscheiden. Charakteristisch ist für *Bact. xylinum* wie *xylinoides*, daß die Schleimmassen Zellulosereaktion geben, d. h. sich mit Jod und Schwefelsäure blau färben. Bei *Bact. xylinoides* ist das nur dann der Fall, wenn die Hautbildungen nicht dünn, sondern dick, xylinum-ähnlich ausgebildet sind, was unter bestimmten noch nicht genau definierbaren Bedingungen erfolgt. Genauere Artabgrenzungen dieser Weinessigbakterien auf Grund zellulär-morphologischer Merkmale wäre erwünscht. Die beiden Kulturweinessigbakterien *orleanense* und *xylinoides* werden sich vielleicht als identisch herausstellen.

Während bei dem Orleansverfahren die eben geschilderten Arten in Form von Häuten auf der Oberfläche der Weinessigmaischen vegetieren, leben die Essigsäurebakterien in der sog. Schnellessigfabrik[1]) bekanntlich an und auf Buchenspähnen, über die das Essiggut, — verdünnter Alkohol, — hinabtropft. Diesen Spähnen sitzen sie außerordentlich fest an, in kleinen Rissen und Vertiefungen, nicht minder

1) Henneberg, W., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 551 u. 1907, Bd. 17, S. 789

auch im Inneren von Holzgefäßen findet man mit Hilfe des Mikroskops massenhafte Zooglöen derselben, ohne mit bloßem Auge oder durch das Gefühl etwas von ihnen wahrnehmen zu können. Bei geringer Mikroskopvergrößerung lassen sie sich als hellbräunliche Belege erkennen. Die Schnellessigbakterien werden der Art *Bact. Schützenbachi* und einigen nahen Verwandten eingereiht. Morphologisch ähneln sie offenbar den eben besprochenen Arten sehr. Färbung der Schleimhüllen und Zellwände durch Jod fehlt bei ihnen stets. Zusammenhängende Hautbildungen auf Flüssigkeiten fehlen. Fabrikversuche unter Anwendung von Reinkulturen des *Bact. Schützenbachi* verliefen erfolgreich.

Daß unsere Einteilung in Bier-, Wein- und Schnellessigbakterien keine definitive, sondern nur ein Notbehelf ist, wie oben angedeutet, geht, wie noch bemerkt sei, z. B. schon daraus hervor, daß auch *Bact. orleanense* in Reinkultur nicht nur beim Orleansverfahren, sondern auch in der Schnellessigfabrikation mit Erfolg verwendet werden kann.

Alle bisher genannten Arten sind stets unbeweglich; daneben werden auch einige bewegliche Essigsäurebakterien beschrieben. Ich nenne hier das *„Thermobacterium Zeidleri“*, ferner *Bact. acetigenum*.

Nach diesem, wegen mangelnder eigener Kenntnisse vielleicht unbefriedigenden Überblick über die Arten der Essigbakterien wenden wir uns jetzt einer kurzen Behandlung ihrer Physiologie zu.

Die Vergärung des Alkohols zu Essigsäure ist keine unerläßliche Lebensbedingung der Essigbakterien. Zwar regt ein gewisser nicht zu hoher Gehalt an Alkohol in ihrem Substrat (bis 4%) ihr Wachstum an, doch können sie auch ganz ausgezeichnet wachsen, ohne zu gären, wenn man ihnen keinen Alkohol bietet. Als Kohlenstoffquelle kann ihnen dann Zucker oder ein anderer geeigneter Stoff dienen, und bei Darbietung guter Kohlenstoffquellen können sie sowohl organisch als anorganisch gebundenen Stickstoff als Stickstoffquelle verwerten. Bietet man ihnen Alkohol als einzige Kohlenstoffquelle dar, so vermögen sie, — eine Ausnahme machen höchstens vielleicht anspruchslose Schnellessigbakterien[1]) — nur organisch gebundenen Stickstoff, etwa Pepton zu verarbeiten. Im übrigen muß auch die Ernährungsphysiologie der Essigbakterien noch weiter studiert werden, ehe sie als hinreichend gut bekannt gelten kann; sie haben die Eigenheit, auf „natürlichen“ Böden, etwa Würze und ähnlichem, weitaus besser als auf genau definierten, künstlich zusammengesetzten zu gedeihen. Soviel steht aber fest, daß wir bei ihnen Wachstum und Gärung leicht trennen können.[2]) Gärung findet

1) Jensen, O., B. C. II, 1909. Bd. 22, S. 312.
2) Hoyer, D. P., B. C. II, 1898, Bd. 4, S. 867.

nur bei Alkoholzufuhr statt, sonst findet Wachstum ohne Gärung statt Man kann bei ihnen „genetische“ Nährstoffe, die der Zellvermehrung dienen, von „zymotischen“ Nährstoffen, — dem Alkohol, — unterscheiden.

Was die Widerstandskraft der Essigbakterien gegen die Ausgangs- gangs- und Endprodukte der Gärung anlangt, so zeigen sich nicht unerhebliche Differenzen, auf denen zum Teil die mehr oder minder große Brauchbarkeit in der Praxis beruht. *Bact. xylinoides* verträgt in der Nährlösung (oder Maische im Fabrikbetrieb) etwa 10 bis 12 Vol.% Alkohol. Ebenso verhält sich *Bact. ascendens*. In Südweinen hat man stark säuernde Essigbakterien gefunden, die erst durch einen Gehalt von 15 bis 16 Vol.% Alkohol daran verhindert wurden, den Wein stichig (d. h. essigsauer) zu machen; *Bact. xylinum* verträgt andererseits nur 6%. Wieweit dann die einzelnen Arten die Säuerung treiben, hängt großenteils von ihrer Resistenz gegen Essigsäure ab. Die widerstandsfähigsten vertragen 8 bis 10% oder etwas mehr. *Bact. xylinum* soll z. B. in 13,2% Essigsäure, wenngleich stark verspätet, entwicklungsfähig sein.[1]) In jenen Versuchen, die mit *Bact. Schützenbachi* in Reinkultur durchgeführt wurden, wurde ein Essig, der 11,5% Säure enthielt, erzielt.

Beachtenswert ist, daß die Essigbakterien auch die von ihnen gebildete Essigsäure endlich angreifen und zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Auch in dieser Hinsicht zeigen sich spezifische Differenzen. *Bact. xylinum* tut es in so hohem Grade, daß es auch aus diesem Grunde für den Fabrikbetrieb untauglich ist. Aus diesen Beobachtungen dürfen wir schließen, daß die Essigbakterien nicht nur über ein Enzym verfügen, das den Alkohol zu Essigsäure und Wasser, sondern über ein weiteres, das die Essigsäure zu Wasser und Kohlensäure oxydiert, wenn wir nicht vorziehen, anzunehmen, daß ein einziges Enzym beiden Funktionen obliegen kann. Daß die Essigsäure ein enzymatischer Prozeß ist, hat man in ähnlicher Weise wie bei der Milchsäuerung festgestellt. Zwar gelang es nicht, einen wirksamen Preßsaft herzustellen, wohl aber glückte es, Essigbakterien (*Bact. aceti*) mittels Azeton abzutöten, mit Sand und Kieselguhr zu zerreiben, sie mit verdünntem Alkohol zu einem Brei anzurühren und in diesem nach Zusatz von Toluol und Kreide die Oxydation des Alkohols zu Essigsäure nachzuweisen.[2])

Was etwaige Nebenprodukte der Essiggärung angeht, so tritt in den Kulturen einiger Arten infolge von Wechselwirkung zwischen noch nicht vergorenem Alkohol und bereits entstandener Essigsäure Essigsäureäthylester auf, der sich durch seinen bekannten erfrischenden

1) Henneberg, W., B. C. II, 1906, Bd. 11, S. 553.

2) Buchner, C. und Gaunt, R., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 525 und 1907, Bd. 18, S. 512.

Geruch bemerklich macht. Auch sonst finden sich reichlich Angaben darüber, daß diese oder jene Arten einen mehr oder minder aromatischen, an „Bukettstoffen" reichen Essig bilden, was zweifellos auf Nebenprodukte der Gärung zurückzuführen ist, soweit es sich nicht um Stoffe handelt, die bereits in der Maische vorgebildet sind. Noch sei erwähnt, daß Essigbakterien auch manche andere Oxydationen als die schon genannten ausführen können[1]). Kohlenhydrate, mehrwertige Alkohole und andere einwertige als der Äthylalkohol werden oxydiert. Läßt man den Saft von Vogelbeeren (*Sorbus*), Mispeln oder anderen Früchten an der Luft stehen, so geht der darin enthaltene Sorbit, ein sechswertiger Alkohol, in das Kohlehydrat Sorbinose über, infolge der Lebenstätigkeit des *Bact. xylinum*, das somit auch zu dieser Oxydation befähigt ist.

Was nun die Bedeutung der Essiggärung für ihre Erreger angeht, so kann man zunächst annehmen, es handle sich um eine besondere Art von energieliefernder Atmung, die diese Wesen erlernt hätten. Da aber, wie gesagt, sich so leicht gutes Wachstum ohne Gärung bei Alkoholentzug nachweisen läßt, liegt es nahe, auch hier die biologische Gärungstheorie mit heranzuziehen. Ist es doch leicht zu beobachten, daß viele andere Wesen durch Essigsäure stark geschädigt werden, und zwar stärker als die Essigbakterien selbst. Das gilt unter anderem für alkoholbildende Hefen, zumal auch für die Kahmhefen, die der Praxis darum so gefährlich werden können, weil sie Alkohol direkt zu Kohlensäure und Wasser verbrannen. Sie können durch Ansäuern des Essiggutes durch 2% Essigsäure leicht unterdrückt werden. Auch andere Bakterien sind empfindlicher als Essigbakterien; so wird die Zellteilung von *Bact. prodigiosum* und *Vibrio cholerae* durch $^1/_2$ bis 2%, von *Bact. coli* schon durch $^1/_4$ bis $^1/_2$% unterdrückten.[2]) Dabei darf allerdings nicht vergessen werden, daß auch die Essigbakterien selbst, wenngleich weniger, durch Essigsäure geschädigt werden. Wachsen sie auch noch in Flüssigkeiten, die bis 11% Essigsäure oder etwas mehr enthalten, so werden doch die widerstandsfähigsten unter ihnen wohl sicher schon durch 2,5% in ihrem Wachstum mehr oder minder beeinträchtigt, und die Essigindustrie kann genug erzählen von einer Schwächung der Essigbakterien durch ihre eigenen Produkte. Eine stärkere als etwa zweiprozentige Säuerung der Maischen ist darum verwerflich.[3])

Ein definitives Urteil in diesen Fragen sich jetzt schon zu bilden, ist darum so schwierig, weil die Essigbakterien und nicht minder auch ihre Feinde ein weitgehendes Akkommodationsvermögen an die Essig-

1) Seifert, W., B. C. II, 1897, Bd. 3, S. 337.
2) Stokvis, B. C. I, Bd. 48, S. 436. Bierberg, W., B. C. 2, 1909, Bd. 24, S. 432.
3) Henneberg, W., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 528.

säure zeigen.[1]) Man hat ferner gefunden[2]), daß Essigbakterien, auf Gelatine gezüchtet, ihr Säuerungsvermögen, damit auch ihre Widerstandskraft gegen Essigsäure, einbüßen können und wiederum in Lösungen mit steigendem Alkoholgehalt gezüchtet werden müssen, ehe sie wieder „in den Betrieb" gelangen. Diese Inkonstanz der Widerstandskraft macht es natürlich unmöglich, Sicheres über die schädigende Wirkung der Essigsäure auf ihre Erzeuger einerseits, ihre Konkurrenten andererseits aussagen, ehe ein weit größeres Versuchsmaterial vorliegt als heutigen Tages.

Wir wollen nun noch daran erinnern, daß außer den Essigsäurebakterien im engeren Sinne noch eine ganz große Zahl anderer Bakterien mehr oder weniger Essigsäure in ihrem abbauenden Stoffwechsel bilden, wie schon früher erwähnt. Also auch mit Rücksicht auf diese Gärung gilt der Satz, daß ihre Erzeuger nicht eine Befähigung besitzen, die anderen Wesen ganz abgeht, daß sie vielmehr nur diese Befähigung weitaus besser ausgebildet haben. Das gilt ja für wohl alle anderen Gärungserscheinungen auch. Da erhebt sich allerdings eine (schon oben berührte) Frage, die weiterer Aufklärung bedarf. Die Gärungen werden durch Enzyme ausgelöst; ist nun die Bildung von Milch-, Essig-, Butter- usw.-säure das Werk von Enzymen auch bei solchen Formen, welche diese Stoffe nur vorübergehend und im geringfügigen Maß ausbilden? Darüber wissen wir nichts! In einer Beziehung dürfte es als wahrscheinlich gelten, in anderer Beziehung aber doch als sonderbar, weil dann jede lebende Zelle eine ganz ungeheuerliche Zahl von Enzymen beherbergen müßte. So ist denn wohl auch möglich, daß da, wo derartige Stoffe nur in kleiner Menge gebildet werden, das lebende Protoplasma selbst ihre Bildung bewirkt und nur da, wo große Mengen auftreten, Enzyme ausbildet und tätig sein läßt. Bei dem äußerst mangelhaften Stand unserer Kenntnisse vom Stoffwechsel überhaupt können wir derartige Fragen noch nicht im entferntesten schlüssig beantworten.

Sehr durchsichtig ist der Chemismus bei der Harnstoffvergärung, der Umwandlung des Harnstoffes in kohlensaures Ammonium[3]); es handelt sich hier um eine Hydrolyse:

$$CO(NH_2)^2 + 2H_2O = (NH_4)^2CO_3 + 7\,\text{Kal.}$$

In faulendem Harn ist diese Umwandlung des Harnstoffs schon lange

1) Henneberg, W., Essigindustrie, 1906. Nr. 11—18. Ref. in B. C. II, Bd. 17, S. 789.

2) Rothenbach, Essigindustrie, 1906, Nr. 20, 21. Ref. in B. C. II, Bd. 17, S. 787.

3) Lafar, Hdb., Söhngen, N. L., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 91. Christensen, H. R., B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 336.

Zeit beobachtet worden; sie wird von verschiedenen, weit verbreiteten Spaltpilzen unterhalten. Einmal Vertretern der Coccaceae: „*Urococcus*“, ferner *Planorsacina ureae* (Abb. 85), eine sporenbildende Kokkazee, sind hier zu nennen. Andere, und zwar wie es scheint, die energischsten Harnstoffvergärer haben stäbchenförmige Zellen und sind teilweise der Gattung *Bacillus* (*Urobacillus*), teilweise der Gattung *Bacterium* (*Urobacterium*) zuzurechnen. Auf harnstoffhaltigen Nährböden gezüchtet verwandeln sie sämtlich Harnstoff in kohlensaures Ammon, und ist der Nährboden kalkhaltig, so fällt das gebildete Ammoniak kohlensauren Kalk aus. Das zeigt sich besonders auf gallertigen Böden, auf welchen die Kolonien der Harnstoffvergärer sich infolgedessen mit einer „Aureole“ von kohlensaurem Kalk umgeben und so von anderen Arten unterschieden werden können.

Studieren wir die Ernährungsphysiologie dieser Formen genauer, so ist zunächst über den Nährsalzbedarf nichts Besonders zu sagen. Sie machen darin offenbar dieselben Ansprüche wie andere Spaltpilze. Als Stickstoffquelle vermag der Harnstoff bzw. das kohlensaure Ammon zu dienen. Beachtenswert ist es aber, daß alle untersuchten Arten mit einer Ausnahme den Harnstoff nicht als Kohlenstoffquelle zu verwerten vermögen, vielmehr noch den Zusatz einer besonderen Kohlenstoffverbindung verlangen. Als solche kann u. a. Zucker, Pepton, Asparagin dienen, und zwar genügen kleine Mengen. Auch „schlechte“ Nährstoffe, wie die oxalsauren Salze, können diesem Zweck dienen. Hiernach wäre der Harnstoff nur Energiestoff, die andere Kohlenstoffverbindung aber Baustoff. Das Gesagte wurde insonderheit festgestellt für zwei als *Urobacterium erythrogenes* und *Jakschii* benannte Formen[1]), die bei Gegenwart von wenigen Milligramm einer besonderen organischen Verbindung viel Harnstoff zu spalten imstande sind; der letztere z. B., der zu stärkerer Spaltung als der erstere befähigt ist, bedarf nur 10 Mg. Asparagin, um 1800 Mg. Harnstoff zu verseifen. Sehr beachtenswert sind nun neuere Ergebnisse, welche zeigen, daß als derartige Kohlen-

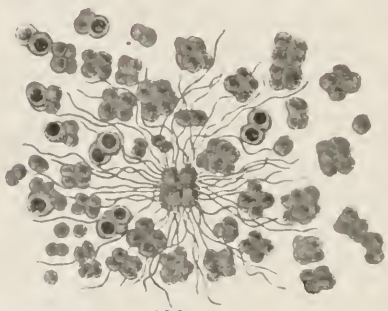


Abb. 85.
Planosarcina ureae.
Einige Zellen mit Sporenbildung; in der Mitte ein Paket „mit der wahrscheinlichen Anordnung der Geißeln“.
Vergr. ca. 1700.
Nach Beijerinck aus Lafars Hdb.

1) Söhngen, a. a. O.

stoffverbindungen für Harnstoffbakterien auch Humussäuren dienen können, wie man sie aus Rohhumus darstellt, ja auch aus Zucker hergestellte Humussäure vermag diese Aufgabe zu erfüllen. Hier liegt also ein Fall vor, in dem die genannten Säuren als Kohlenstoffquellen zum Aufbau dienen können, was für andere Mikroben bis jetzt noch nie festgestellt wurde. Beachtenswert ist noch, daß in Reinkulturen dieser letztgenannten Harnstoffvergärer Zucker oder andere stickstofffreie Kohlenstoffverbindungen nichts nützten, wohl aber Pepton oder Asparagin. Im Gegensatz zu allen bisher genannten steht nun bis jetzt nur eine einzige Art, *Urobact. Beijerinckii*, aus Boden rein gezüchtet. Diese vermag auch bei Zufuhr von Harnstoff als einziger Kohlenstoffquelle diesen lebhaft zu spalten und sich dabei kräftig zu vermehren. Auch diese Art kann Zucker nicht verwerten; wohl aber wird sie ebenfalls durch Humussäure im Nährboden stark gefördert.

Ein recht dunkles Gebiet ist die Frage der Abhängigkeit der harnstoffvergärenden Arten vom Zutritt freien Sauerstoffs.

Sie werden sämtlich als aerob bezeichnet, doch wird angegeben, daß sie, zumal die gärkräftigsten, geringe Sauerstoffspannung lieben. Andererseits hören wir von *Urobact. Beijerinckii*, daß reichlicher Luftzutritt die Ammoniakbildung fördert. Die Unsicherheit, die hier wie auch sonst so vielfach bei anderen Gärungen herrscht, wird erst dann aufhören, wenn man exakte quantitative Untersuchungen anstellt, die bislang noch ganz fehlen.

Die ammoniakalische Harnstoffvergärung hat nun darum besonderes historisches Interesse, weil bei ihr zum erstenmal ein als Gärung bezeichneter mikrobieller Vorgang als Folge einer Enzymwirkung erkannt und das Enzym, die Urease auch unabhängig von der lebenden Zelle in Aktion gesetzt werden konnte. Züchtet man nämlich gärtüchtige Formen in geeigneten Nährlösungen und bei günstiger Temperatur, so kann man nach wenigen Tagen in der durch Filtrieren von Bakterienzellen befreiten Flüssigkeit das Enzym nachweisen und Harnstoff zersetzen lassen. Auch kann man mittels Alkohol einen enzymhaltigen Niederschlag aus der Flüssigkeit ausfällen. Besonders auffallend ist es, daß es sich hier im Gegensatz zu anderen Gärungsenzymen um ein Ektoenzym handelt. Es ist das so auffallend, daß man daran denken könnte, das Enzym trete bloß aus geschädigten Zellen in die Nährlösung über; solche geschädigte Zellen fehlen ja in keiner Kulturflüssigkeit, und tatsächlich wird auch für harnstoffhaltige Lösungen angegeben, daß die Zellen der Spaltpilze sich in denselben nach beendigter Vergärung tot vorfinden können. Falls dem aber nicht so sein sollte und das Enzym aus ungeschädigten Zellen nach außen tritt, so könnte man die Bedeutung der Harnstoff-

vergärung wohl nur darin erblicken, daß sie kein energiespendender Prozeß ist, sondern daß das kohlensaure Ammoniak einen Kampfstoff darstellt, der Konkurrenten mehr als seine Erzeuger schädigt, — wenn man überhaupt einen Nutzen für die Gärungserreger hier konstruieren will, was doch kaum zu umgehen sein wird. Jene Kohlenstoffverbindungen, die den meisten Arten neben Harnstoff geboten werden müssen, wären dann nicht nur Bau- sondern auch Kraftstoffe. Daß die Urobakterien gegen kohlensaures Ammon widerstandskräftiger als andere Bakterien sind, sieht man daraus, daß es empfehlenswert ist, zu Nährböden, in denen man sie anreichern will, etwas kohlensaures Ammon von vornherein hinzuzufügen, ebenso, wie man zum Essiggut von Anfang an etwas Essigsäure fügt. Daß aber das kohlensaure Ammon allerdings endlich auch die Harnstoffgärer schädigt oder tötet, haben wir schon gehört, und das darf bei Diskussion dieser Fragen nicht vergessen werden. Genaueres Studium der natürlichen Standorte und der natürlichen „Feinde" der Urobakterien würde diese Fragen fördern.

Wir wollen noch das Enzym der Harnstoffgärung mit anderen Enzymen, die bei Gärungen tätig sind, vergleichen. Diejenigen Gärungsenzyme, welche die Milch-, Buttersäure-, Alkohol-Gärung unterhalten, sind dadurch ausgezeichnet, daß auf der linken Seite der Gärungsgleichung sich nur eine Molekel verzeichnet findet, der zu vergärende Stoff. Im Gegensatz dazu steht bei den durch Enzyme im alten historischen Sinn ausgelösten Reaktionen links außer dem zu zersetzenden Stoff auch noch eine Molekel Wasser; sie bewirken, wie wir sagten, Hydrolysen. Hierin stimmt nun das Enzym der Harnstoffvergärung, die Urease, mit den echten Enzymen überein; auch dies bewirkt eine Hydrolyse und schließt sich somit jenen enger an als die anderen Zymasen. Endlich hatten wir noch das Enzym der Essigsäuregärung. Auch hier stehen in der Gärungsgleichung auf der linken Seite zwei Molekel, Alkohol und Sauerstoff; von den anderen besprochenen Enzymen unterscheidet es sich durch seine oxydierende Wirkung, es ist eine Oxydase.

Wie Harnstoff wird auch Harnsäure, die sich in den Exkrementen von Vögeln und Schlangen vorfindet, bakteriell gespalten, und zwar entweder in doppelkohlensaures Ammon und Kohlensäure oder in Harnstoff und Kohlensäure. Anhangsweise sei sodann mitgeteilt, daß die im Harn von Pflanzenfressern vorkommende Hippursäure durch Bakterien in Aminoessigsäure und Benzoesäure zerlegt wird.

* * *

Sucht man nach weiteren Gärungen, so findet man nicht selten noch schleimige Gärungen verzeichnet.[1]) Darunter versteht man die Erscheinung, der wir früher schon begegneten, daß viele Spaltpilze aus Zuckerarten, die sie in ihrem Nährboden vorfinden, Schleime, z. B. Dextran, bilden. Wir erinnern uns, daß das z. B. durch manche Schädlinge der Zuckerfabriken erfolgt. Man redet hier von „Gärungen", da lebhafte Gasbildung, z. B. Bildung von Kohlensäure und Wasserstoff, ferner Produktion von Essig- und Milchsäure, dabei stattfinden kann. Die Schleimbildung selbst als Gärung zu bezeichnen, dürfte aber kaum berechtigt sein, da ja kein Abbau, vielmehr Stoffaufbau erfolgt, sog. Kondensationen von Zuckerarten, indem mehrere Moleküle unter Wasseraustritt zu größeren Molekülen sich vereinen. Besonders in den Fällen, in welchen nicht die Zuckerlösung als solche in Schleimmassen verwandelt wird, sondern diese die äußeren Lagen der Zellwände bilden, leuchtet ein, daß die Bezeichnung dieses Zellenaufbaues als Gärungen durchaus absurd wäre. — Andererseits bezeichnet man mit Recht als Schaumgärungen Vorgänge, die gleichfalls in Zuckerfabriken, zumal in den salpeterhaltigen Melassen, sich zeigen. Es handelt sich dabei um bakterielle Vergasung der Salpetersäure, also um einen Sonderfall jener Denitrifikation, die wir oben genauer kennen gelernt haben. Die Denitrifikation als solche bindet zwar Energie, ist also insofern keine Gärung, zieht man aber in Betracht, daß durch den dabei freiwerdenden Sauerstoff organische Stoffe, in diesem Fall der Rohrzucker der Melassen oxydiert und so Energie gewonnen werden kann, so darf man diese Schaumbildungen ebenso wie die anderen Denitrifikationen als Gärungen bezeichnen, wenn man das will. — Und da gerade von Zuckerfabriken die Rede ist, soll zum Schluß darauf hingewiesen werden, daß in diesen noch eine andere bakterielle Schaumgärung der Melassen vorkommt, deren Substrat wesentlich Aminosäuren neben anderen organischen Stoffen sind, die unter Kohlensäureentbindung zerspalten werden. — Auch ganz unabhängig vom Studium derartiger Gärungen hat man den Abbau von Aminosäuren durch Bakterien untersucht. *Bact. proteus* zerlegt bei anaerobem Leben Asparagin in Butter-, Essig-, Kohlensäure und Ammoniak. Über die dabei wirksamen Enzyme vgl. S. 375.

Blättern wir nun zurück und erinnern wir uns nochmals der Definition, welche wir oben für Gärungen gaben, so wird uns einleuchten, daß wir eine enger umgrenzte Definition angesichts der so verschiedenartigen, unter diesem Begriff gemeiniglich zusammengefaßten Vorgänge nicht geben konnten. Zwar hat man gesagt[1]), daß man unbedingt

1) Vgl. z. B. Emmerling, O., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 307.
2) Fischer, Hugo, Natw. Wochschr. 1907, N. F. Bd. 6, S. 481.

versuchen müsse, den Begriff in chemischer Beziehung schärfer zu fassen und als Gärungen lediglich solche Umsetzungen bezeichnen dürfe, die streng unter den Begriff der intramolekularen Atmung fallen. Dann wäre vor allem die Essigsäuregärung auszuschließen. Immerhin hätte das doch etwas sehr Mißliches; denn wir würden uns dadurch nur in Widerspruch setzen mit der heutigen Tages allgemein eingeführten Terminologie und dürfen nie vergessen, daß die Terminologie eingeführt ist von solchen Forschern, deren tief eindringenden Untersuchungen wir die wesentlichen Fortschritte auf dem Gebiete der Gärungsphysiologie verdanken, und die nicht hängen blieben an der natürlich wohl diskutablen, aber doch mehr äußerlichen Frage, ob wir diese oder jene Vorgänge als Gärungen bezeichnen dürfen oder nicht.

Kapitel XVI.

Autotrophie des Kohlenstoffs, sowie andere eigenartige Stoffwechselerscheinungen.

Auf den vorstehenden Blättern haben wir uns einen Überblick verschafft über den Stoffwechsel der saprophytischen und parasitischen, organische Kohlenstoffverbindungen als Stoff- und Kraftquelle verwertenden Bakterien. Wir kommen nun zur Behandlung der autotrophen Arten, welche sich zum Aufbau organischer Bestandteile ihrer Zellen der Kohlensäure bedienen, indem sie diese reduzieren und organische Stoffe daraus bilden. Im Anschluß daran behandeln wir sodann einige Bakteriengruppen, bei denen Autotrophie zum Teil noch nicht sicher erwiesen, zum Teil sogar unwahrscheinlich ist, die aber von den gewöhnlichen Bakterien durch ihren Stoffwechsel so sehr abweichen, daß ihre gesonderte Betrachtung erwünscht sein dürfte.

Man hatte es lange Zeit als das Monopol der höheren mit Chlorophyll oder analogen Farbstoffen ausgestatteten Pflanzen betrachtet, von Kohlensäure sich zu ernähren, bis es zuerst[1]) anläßlich bakteriologischer Wasseruntersuchungen gelang, nachzuweisen, daß man gelegentlich auf Leitungswasser, dem lediglich bestimmte mineralische Nährsalze zugegeben werden, eine Bakterienkahmhaut sich entwickeln sieht, die offenbar ihren Kohlenstoffbedarf aus der Kohlensäure der Atmosphäre deckt; so war zum erstenmal eine „Chlorophyllfunktion ohne Chlorophyll", wie man sich damals ausgedrückt hat, wahrscheinlich geworden. Die genaue bakteriologische Durchforschung dieser Frage ließ aber noch auf sich warten, und auch heutigen Tages ist das Studium solcher Kohlensäure zehrender Spaltpilze noch im vollsten Fluß; selbst sehr wichtige und allverbreitete Arten derselben sind erst ungenügend bekannt.

Daß vom chemischen Standpunkt die Verwertung der Kohlensäure durch Bakterien nichts allzusehr Überraschendes hat, ist klar; wir haben gesehen, daß manche sehr genügsame saprophytische Arten von Ameisensäure oder anderen gleichfalls sehr einfachen Kohlenstoffverbindun-

1) Vgl. Hüppe, F., Verh. d. bot. Kongr., Wien 1905, S. 192.

gen leben; von solchen Formen ist nun offenbar nur ein kleiner Schritt zu den Kohlensäurezehrern. Ein wesentlicher Unterschied ist allerdings vorhanden: jenen saprophytischen Arten dient die Ameisensäure nicht nur zum Aufbau ihrer Zellen, sondern auch als Energiequelle, indem sie gespalten und veratmet wird, die Kohlensäure aber kann als vollkommen oxydierte Säure den Autotrophen nur als Baustoff dienen, hingegen keine Energie liefern; eine wichtige Frage ist es also, woher denn die Kohlensäurezehrer die Energie sich verschaffen, um die Kohlensäure zu reduzieren und ihren Kohlenstoff in organische Bindung zu zwingen, wenn ihnen in der Kohlenstoffquelle freie Energie nicht zur Verfügung gestellt wird.

Es ist nun, wenn wir von den Methanbakterien (s. u.) absehen, eine Eigenart aller bisher bekannten, Kohlensäure verarbeitenden Spaltpilze, daß sie die zu diesem Behuf nötige Energie sich verschaffen können durch die Oxydation von Stoffen, die der Chemiker der anorganischen Chemie zurechnet, eine Oxydation, die sie meistens mit Hilfe des freien Sauerstoffs bewirken, in einigen Fällen aber auch, indem sie sauerstoffhaltigen, anorganischen Verbindungen, wie Nitraten, den Sauerstoff entnehmen. — So können sie denn leben, wenn sämtliche Nährstoffe, die man ihnen bietet, anorganischer Natur sind; die Kohlensäure zehrenden Spaltpilze vermögen vollkommen autotroph zu leben. Des weiteren werden wir aber unter ihnen solchen begegnen, die obligat autotroph sind, neben solchen, die außerdem auch von organischen Stoffen leben können, falls man ihnen solche bietet. Diese würden wir somit als fakultativ heterotroph bezeichnen müssen.

Die Reduktion von Kohlensäure unter Verwendung der chemischen Energie, die aus der Verbrennung (oder Spaltung) anderer Stoffe gewonnen wird, bezeichnet man auch als „Chemosynthese“. Im Grunde genommen ist jeder Aufbau von Stoffen, gleichgiltig, welches das Ausgangsmaterial ist, eine Chemosynthese, wenn die Kraft dazu durch Verbrennung oder durch Zersetzung anderer Stoffe gewonnen wird. Man verwendet diesen Ausdruck aber gewöhnlich nur dann, wenn Kohlensäure als Nährstoff dient; das Gegenstück dazu ist die Photosynthese, d. h. die Reduktion der Kohlensäure, welche die grünen Pflanzen ausführen, indem sie die Lichtenergie verwerten, um aus Kohlensäure die organischen Bestandteile ihrer Zellen aufzubauen. Da die autotrophen Bakterien diese Energie nicht verwerten können, sind sie, wie schon öfter gesagt, vom Lichtzutritt unabhängig.

Soviel zur Orientierung; ehe wir die bislang bekannt gewordenen Chemosynthetiker unter den Spaltpilzen nun im einzelnen besprechen, sei noch ausdrücklich hervorgehoben, daß uns noch vollkommen unbe-

kannt ist, wie jene Reaktion, welche die Energie liefert, d. h. die Verbrennung von anorganischen Stoffen mit jener anderen, welche dem Zellaufbau dient, d. h. mit der Reduktion der Kohlensäure verknüpft ist. Nur soviel wissen wir: die Reduktion der Kohlensäure erheischt Energie, diese stammt aus der Verbrennung bestimmter anorganischer Stoffe, somit ist dem Gesetz von der Erhaltung der Energie Genüge geleistet. Weiter reichen unsere Kenntnisse heutigen Tages kaum. Wir kommen nachher aber noch auf die Möglichkeiten, die hier vorliegen und diskutiert worden sind, kurz zu sprechen.[1])

Wollten wir nun, behufs genauerer Erkenntnis dieser autotrophen Bakterien historisch vorgehen, so müßten wir diejenigen Formen zuerst behandeln, die der sogenannten Nitrifikation obliegen, und in jenen oben erwähnten Kahmhäuten auf Leitungswasser, wenn auch keineswegs in Reinzucht, vorhanden waren. Statt dessen dürfte es sich aber empfehlen, an erster Stelle eine besonders instruktive Bakteriengruppe kennen zu lernen, welche Wasserstoffgas zu Wasser oxydiert und sich so die Energie zur Assimilation der Kohlensäure verschafft.

Auch die meisten Laien kennen das Knallgas, ein Gemisch von zwei Teilen Wasserstoff und einem Teil Sauerstoff, dessen beide Bestandteile sich beim Erhitzen, z. B. beim Durchschlagen des elektrischen Funkens unter Energieentwicklung zu Wasser kondensieren.

$$(2\,H_2 + O_2 = 2\,H_2O + 138\ \text{Kal.})$$

Daß das Gemisch dieser beiden Gase also Energie liefern kann, liegt auf der Hand. Man kann annehmen, daß beide Gase sich ohne besondere Einwirkung, d. h. jederzeit, zu Wasser vereinigen, aber unmeßbar langsam; nun kennt die Chemie Mittel, durch welche man diese Vereinigung beschleunigen kann, nicht so stark wie beim Erhitzen, aber doch so beträchtlich, daß man die Vereinigung im Verlauf von kurzer Zeit beobachten und messen kann. Solche Mittel, die einen von selbst verlaufenden Vorgang beschleunigen, — als solche haben wir neben anderen schon die Enzyme kennen gelernt, — nennen wir Katalysatoren. Wasserbildung durch Oxydation des Wasserstoffs wird z. B. durch Platinschwamm katalysiert, den man in das Gasgemisch hineinhängt. Nun weiß man schon seit dem Jahre 1839, daß durch faulende Erbsen, Baumwolle, Heideerde die Vereinigung beider Gase katalytisch beschleunigt werden kann. Behandelt man jedoch solche Stoffe mit antiseptischen Mitteln wie Chloroform oder glüht man den Boden aus, ehe man ihn in die Knallgasatmosphäre bringt, so wird durch dieselben die Ver-

1) Vgl. Nathansohn, A., der Stoffwechsel der Pflanzen, Leipzig 1910, S. 434 ff.

einigung beider Gase nicht oder nur wenig beschleunigt. Schon daraus kann man schließen, daß jene Dinge zwar wie Platinschwamm als Katalysatoren wirken, daß aber ungleich kräftigere Katalysatoren kleine Lebewesen sind, die an ihnen daran sitzen. Diese Vermutung hat sich auch vollständig bestätigt: Es gibt bestimmte Bakterienarten, die der Aufgabe fröhnen, die Verbindung von Wasser- und Sauerstoff katalytisch zu beschleunigen. Von toten Katalysatoren unterscheiden sie sich, wie weitere Untersuchungen ergeben haben, dadurch, daß sie die Energie, die dabei frei wird, nicht vollständig unbenutzt nach außen strahlen lassen, sondern mindestens zum Teil als Betriebsenergie verwerten, und zwar zur Reduktion und Assimilation der Kohlensäure; es sind also autotrophe Arten.

Um das zu beweisen, gehen wir folgendermaßen vor: Wir lösen die notwendigen mineralischen Nährsalze, und zwar, um unsern Versuch ganz eindeutig zu gestalten, nur vollkommen oxydierte Nährsalze, etwa Kalisalpeter, Kaliphosphat und Magnesiumsulfat, in der üblichen, geringen Konzentration in Wasser, füllen die Lösung in einen großen Kolben, in dem sie nur eine flache Schicht bildet, und beimpfen sie mit einer Spur gewöhnlichen Bodens. Stellen wir nun diese Kultur ans Licht, so werden sich, wie bekannt, grüne Pflänzchen, Algen, chlorophyllhaltige Flagellaten darin entwickeln, die auf Kosten der Nährsalze und der Kohlensäure, die aus der Luft in die Flüssigkeit hineindiffundiert, sich entwickeln; die Energie zu Reduktion der Nährstoffe gewinnen sie durch das Licht, d.h. durch Umwandlung der Sonnenenergie in chemische Energie. Stellen wir solche Kulturen andererseits ins Dunkle, so wird sich keine Vegetation zeigen, da dann jede Energiequelle fehlt, um aus den oxydierten Nährstoffen Zellen aufzubauen. Gehen wir aber so vor, daß wir den Kolben über der Lösung mit Knallgas füllen und dafür sorgen, daß gleichzeitig einige Prozente Kohlensäure zugegen sind, so wird sich bald eine Bakterienhaut auf der Lösung entwickeln, und zwar sowohl im Licht als auch im Dunklen. Gleichzeitig würden wir finden, daß das Knallgas verschwindet; denn schließen wir unsern Kolben mit einem Stopfen, durch den eine gebogene Glasröhre führt, die unter Quecksilber endigt, so steigt während der Versuchsdauer das Quecksilber. Ein Quadratzentimeter der Kahmhaut kann unter günstigen Umständen im Laufe eines Tages reichlich ein Zehntel ccm Knallgas zum Verschwinden bringen, das Kondensationsvermögen der Bakterien ist also nicht unerheblich. Ist alles Knallgas nach einiger Zeit zu Wasser geworden, so hört das Bakterienwachstum auf, weil nunmehr die Kraftquelle versiegt. Daß die Kohlensäure der Luft dabei als Baustoff für die Kohlenstoffverbindungen der Bakterienzellen dient, können wir schon dar-

aus entnehmen, daß keine anderen Kohlenstoffverbindungen zur Verfügung stehen, und wir können andererseits durch Verbrennen der Kahmhaut deren Kohlenstoffgehalt, wenn das noch nötig ist, leicht feststellen. Wir können es aber auch daraus ersehen, daß in reiner Knallgasatmosphäre, d. h. ohne Zufuhr von Kohlensäure, jedes Wachstum unterbleibt.

Diese Kahmhaut stellt nun natürlich keine Reinkultur vor. Das Mikroskop lehrt uns, daß sie größtenteils aus Stäbchen gebildet wird, doch fehlen nie andere Bakterienformen, und auch Amöben, Flagellaten und andere Mikroben stellen sich ein, die zum Teil die Kahmhaut lebhaft abweiden, so unmittelbar ad oculos demonstrierend, daß die organischen Stoffe, welche von den wasserstoffoxydierenden Bakterien aus Kohlensäure gebildet werden, alsbald auch anderen Wesen zugute kommen. Durch öfteres Überimpfen in gleiche Nährlösungen, die auch weiterhin in Knallgasatmosphäre gehalten werden, kann man begreiflicherweise die Haut an wasserstoffoxydierenden Formen anreichern, doch hat der Versuch, Reinkulturen zu erlangen, zu eigenartigen und noch nicht ganz geklärten Ergebnissen geführt: Der Entdecker[1]) der wasserstoffoxydierenden Bakterien konnte, wie er angibt, aus derartigen Rohkulturen zwei Arten in Reinkultur züchten, welche die fragliche Befähigung haben, zuerst das *Bacterium oligocarbophilum*, eine Form, die uns auch später noch begegnen wird, da sie auch die Fähigkeit besitzt, auf Kosten geringer Spuren flüchtiger organischer Verbindungen, die z. B. in der verunreinigten Laboratoriumsluft vorkommen, zu gedeihen. Dies Bakterium soll in Symbiose mit andern Bakterien wasserstoffoxydierende Kahmhäute bilden. Eine andere Art mit der Befähigung, auch in Reinkultur Wasserstoff zu verbrennen, die aber keine Kahmhäute bildet, wird *Bacterium pantotrophum* genannt. Beide gehören streng genommen zur Gattung *Pseudomonas*, da sie im beweglichen Zustand monotrich begeißelte Stäbchen sind. Auch von anderer Seite wurden schlanke monotriche Stäbchen,[2]) ferner auch Kokken,[3]) die sich in Reinkultur als Wasserstoffoxydatoren erwiesen, beschrieben. Im Gegensatz dazu haben andere Arbeiten folgendes ergeben[4]): Man kann aus wasserstoffoxydierenden Rohkulturen zwei Arten rein gewinnen, die zwar ähnlich, aber doch unterscheidbar sind und die, für sich allein gezüchtet, Knallgas unverändert lassen, in Symbiose miteinander aber die Be-

1) Kaserer, H., B. C. II, 1906. Bd. 16, S. 681.
2) Nabokich, A. J., und Lebedeff, A. F., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 350.
3) Lebedeff, A. F., Biochem. Ztsch. 1907, Bd. 7, S. 1.
4) Niklewski, B., Extr. d. bull. de l'ac. de sc., Cracovie, sc. math. nat. B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 496.

fähigung zur Kondensation dieses Gases, damit zur Reduktion der Kohlensäure und zum autotrophen Leben erlangen. Diese beiden Formen, zwei unbewegliche Stäbchen, werden unterschieden als *Hydrogenomonas vitrea* und *flava*, erstere durchsichtige Überzüge, letztere gelbliche Auflagerungen auf Agar-Agar bildend. Das weitere Studium[1]) derselben führte nun zu dem interessanten Ergebnis, daß beide Arten gegen starke Sauerstoffkonzentrationen sehr empfindlich sind, oberhalb einer Konzentration von etwa 15% nicht gedeihen, weshalb eben ihre Reinkulturen für sich allein in Knallgas nicht leben können. Werden sie aber in Mischkultur in Knallgasatmosphäre gehalten, so schützen sie sich gegenseitig vor allzu reichlichem Sauerstoffzutritt, und die Katalyse kommt in Gang. Wie man sich diesen Schutz vorzustellen hat, bleibt dabei ganz ungewiß. Tatsache ist es aber, daß jede Art für sich allein in Reinkultur Wasserstoff und Sauerstoff zu Wasser verbrennen und aus dieser Verbrennung ihre Energie beziehen kann, wenn man für genügende Verdünnung des Sauerstoffes sorgt. Bei einem Gehalt der Atmosphäre von 3% Sauerstoff gedeihen beide Arten gut; *Hydrogenomonas vitrea* wächst dann in Form dünner Häute, *flava* in Form „gelber Fladen", beide trüben außerdem die Lösung stark. Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie der Wasserstoffbakterien sind unbedingt nötig, zumal wäre zu entscheiden, ob nicht bei sehr reichlicher Einsaat doch auch Reinkulturen jeder der beiden Arten für sich allein in Knallgas von hoher Konzentration leben könnten. Jedenfalls erweckt die Literatur über diese Frage den Eindruck, daß es mehrere wasserstoffoxydierende Bakterienarten geben dürfte.

Recht lückenhaft sind nun auch unsere Kenntnisse über die sonstige Lebenweise dieser Arten. Soviel steht fest, daß es sich nicht um obligate Wasserstoffoxydatoren handelt. Man kann sie auch ohne Zufuhr von Knallgas züchten, wenn man ihnen organische Stoffe, etwa Salze organischer Säuren, zur Verfügung stellt. Dann führen sie also den für die meisten Bakterien uns bekannten, gewöhnlichen heterotrophen Lebenswandel. Bietet man ihnen organische Stoffe als Nahrung und außerdem Knallgas, so wird dieses auch jetzt, d. h. wenn es zur Assimilation der Kohlensäure nicht erforderlich ist, gleichwohl kondensiert. Ob dann die dabei disponibel werdende Energie biologischen Zwecken dient oder gar nicht verwendet wird, ist unbekannt. Doch liegt der Schluß nahe, daß sie dient zur Assimilation der Kohlensäure, die entsteht bei der Veratmung der als Nahrung gebotenen organischen Stoffe. Dann würden unsere Bakterien also bei Zufuhr organischer Stoffe heterotroph und

1) Niklewski, B., Jahrb. f. wiss. Bot, 1910, Bd. 48, S. 113.

zugleich autotroph leben. Solchen Stoffwechsel hat man auch als mixotroph bezeichnet. Für *H. vitrea* und *flava* hat man nachgewiesen, daß sie bei Zufuhr organischer Kohlenstoffquellen das Knallgas weniger energisch kondensieren als bei rein autotropher Ernährung; es findet also eine „Deckung" des Wasserstoffs und Sauerstoffs durch organische Stoffe statt. Eigenartig ist es ferner, daß der schädliche Einfluß des freien Sauerstoffs durch organische Stoffe, auch wenn sie als Nährstoffe untauglich sind, vermindert wird. Sodann liegen einige beachtenswerte Gasanalysen[1]) vor, die an Reinkulturen des oben genannten monotrichen Stäbchens (S. 455 Anm. 2) ausgeführt wurden. Wenn der Chemiker Knallgas in Wasser überführt, so findet er, daß sich zwei Volumina Wasserstoff mit einem Volumen Sauerstoff verbinden, das Verhältnis ist also zwei. Für unsere wasserstoffoxydierenden Bakterienkulturen gilt das nur dann, wenn man ihnen keine Kohlensäure bietet. Anders beim autotrophen Leben: Hier zeigt sich, daß das Verhältnis größer als zwei ist. Es verschwindet also weniger Sauerstoff bei der Katalyse, als man erwarten sollte, m. a. W. es muß noch eine andere Sauerstoffquelle vorhanden sein, und nach dieser brauchen wir nicht lange zu suchen: Bei der Reduktion der Kohlensäure wird Sauerstoff frei (bei der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanzen hat das ja jedermann schon beobachtet), und so entstammt denn der Überschuß an Sauerstoff offenbar auch hier der reduzierten Kohlensäure. Aber dieser Punkt bedarf erneuter Bearbeitung, weil das Verhältnis von Wasserstoff zum Sauerstoff auch nach Abzug des aus der Kohlensäure stammenden Sauerstoffs nicht stets gleich zwei ist. In jugendlichen Kulturen soll es sogar kleiner als zwei sein, die Kulturen schlucken mehr Sauerstoff, als man nach den Regeln der Chemie erwarten sollte. Vielleicht liegt der Grund dafür in einer lebhaften Atmung, Verbrennung organischer, aus der Kohlensäure gebildeter Stoffe zu organischen Säuren. Auch noch eine weitere Tätigkeit unserer Spaltpilze kompliziert diese Frage: Man[2]) hat nämlich nachgewiesen, daß sie die Nitrate bei autotropher Ernährung denitrifizieren können, wodurch sie sich nötigenfalls selbst Sauerstoff verschaffen können. Untersuchungen, inwieweit anaerobes Leben durch Denitrifikation, d. h. durch Nitratgegenwart, ermöglicht wird, stehen noch aus. Bei Zufuhr von Ammonsalzen, welche ebensogut wie Nitrate als Stickstoffquelle dienen können, vermögen *Hydrogenomonas flava* und *vitrea* bei einem Gehalt an Sauer-

1) Lebedeff, A. J., Ber. d. d. bot. Ges. 1909, Bd. 27, S. 598. Niklewski, M., Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, Bd. 48, S. 113.

2) Lebedeff, A. J., a. a. O.

stoff, der 0,1% unterschreitet, nicht mehr zu gedeihen. Von jenen monotrichen, wasserstoffoxydierenden Stäbchen (S. 455) finden wir angegeben,[1]) daß sie bei Luftabschluß mittelst des aus der Kohlensäure freiwerdenden Sauerstoffs den Wasserstoff verbrennen kann; das wäre besonders interessant, doch muß noch nachgewiesen werden, ob der Sauerstoff nicht vielmehr aus vergasten Nitraten, die in diesem Versuch geboten waren, stammte. Was den Mechanismus der bakteriellen Knallgaskatalyse betrifft, so nehmen die einen Forscher an, daß eine direkte Vereinigung des Wasserstoffs und Sauerstoffs stattfinde, die andern glauben, daß zunächst Wasserstoff und Kohlensäure unter Bildung von organischen Stoffen, Reduktionsprodukten der Kohlensäure, zusammentreten und daß die so entstehenden Reduktionsprodukte einerseits dem weiteren Aufbau dienten, andererseits verbrannt würden. Eine sichere Entscheidung dieser Frage ist vorläufig unmöglich.

Beachtenswert ist es, daß auch noch eine andersartige anaerobe Verbrennung von Wasserstoff durch Bakterientätigkeit vorkommen soll, vielleicht gar nicht selten ist: es deuten nämlich die Ergebnisse einiger vorläufiger Versuche[2]) darauf hin, daß aerophobe, desulfurierende Bakterien (S. 407) den von ihnen aus Sulfaten freigemachten Sauerstoff alsbald zur Verbrennung von Wasserstoff verwerten und sich so Betriebsenergie verschaffen. Auch dieser Fall ist noch näher zu untersuchen. Ganz neuerdings hat man auch einen Spaltpilz gefunden, der Stickoxydul in Stickstoff und Sauerstoff spaltet und den Sauerstoff zur Oxydation von Wasserstoff verwendet,[3]) während, — nebenbei bemerkt, — viele andern Bakterien Stickoxydul nicht angreifen.[4])

Die Verbreitung der wasserstoffoxydierenden Spaltpilze scheint eine weite zu sein, was ja auch nicht wundernimmt, da sowohl der Baustoff Kohlensäure als auch die Kraftstoffe Wasser- und Sauerstoff an vielen Standorten der Bakterien vorkommen. Wasserstoff entsteht in großer Menge durch Gärtätigkeit von Mikroben, ganz abgesehen davon, daß er bei nicht biologischen Prozessen, Vulkaneruptionen usw., gebildet wird.[5]) Man kann in der Luft für gewöhnlich 0,02 — 0,003 Vol. % Wasserstoff nachweisen.

* * *

1) Lebedeff, A. J., l. c.
2) Nikitinsky, J., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 495.
3) Beijerinck, M. W., u. Minkman, D. C. J., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 30.
4) Maaßen, A., und Schönewald, Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 636.
5) Vgl. Kaserer, H., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 681. Nathansohn, A., Stoffwechsel d. Pflanzen, 1910, S. 297.

Ein anderes Gas, dem wir gleichfalls schon früher im Bakterienstoffwechsel begegnet sind und das als brennbares Gas Energie liefern kann, wenn es in Kontakt mit freiem Sauerstoff gerät, ist das Sumpfgas oder Methan.

$$(C H_4 + 2 O_2 = C O_2 + 2 H_2 O + 220 \text{ Kal.})$$

Dasselbe wird meistens in der „organischen Chemie" abgehandelt, so daß Bakterien, die auf dasselbe angewiesen sind, nicht im strengen Sinn autotroph sind; gleichwohl wird es am praktischsten sein, dieselben gleich im Anschluß an die wasserstoffoxydierenden Formen abzuhandeln. Methan entsteht[1]) vielfach neben Wasserstoff bei Vulkaneruptionen. Sogenannte Schlammvulkane entwickeln u. U. fast reines Methan. Im Alluvium des Mississippi finden sich z. B. kleine kraterähnliche Bildungen, die bis 90% Methan aushauchen. Dort faulen in der Tiefe massenhaft zusammengeschwemmte Baumstämme und andere pflanzliche Reste bei Luftmangel. Daß Methan bei der Vergärung der Zellulose auftreten kann, haben wir schon früher gehört (S. 380). Auch das Methan in Kohlenbergwerken (Grubengas) findet sich dort infolge der Zersetzung pflanzlicher Reste in früheren Erdperioden; um sich das Vorkommen desselben an diesen Stellen zu erklären, kann man annehmen, daß diese Reste durch Bakterien unter Bildung von kohlenstoffreichen Körpern, von Kohlensäure und von Methan zerlegt wurde. Damit stimmt, daß man in Kohlenschliffen stets fossile Bakterien hat nachweisen können. Doch auch bei Zerlegung anderer Stoffe als der Zellulose kann sich Methan bilden. Die Gummistoffe in verholzten Zellwänden können Veranlassung zur Methanbildung werden, ferner auch Zerlegung von Butter-, Essig-, vielleicht auch Milchsäure; es wird eine besondere Art, *Sarcina methanica*, aus dem Schlamm der Meeresküste stammend, beschrieben, welche fettsaure Salze unter Methanbildung verarbeitet,[2]) und schließlich liefert die Fäulnis von Eiweißkörpern reichlich Methan, wie u. a. die Zusammensetzung der Darmgase lehrt. Somit findet sich Methan in der Atmosphäre hauptsächlich da, wo der Boden reich mit Vegetation bedeckt ist und in der Nähe menschlicher Ansiedelungen. Bestimmte Bakterien machen sich nun das Methan als Energiequelle zunutze und verbrennen es zu Kohlensäure und Wasser.

Löst man[3]) nämlich mineralische Nährsalze in destilliertem Wasser,

1) Omelianski, W., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 673.

2) Beijerinck, M. W., zit. nach Kolkwitz, R., Kryptogamenflora der Mark, 1909, Bd. 5, S 93.

3) Söhngen, N. L., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 513, vgl. auch Kaserer H., ebenda S. 573 und B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 681.

beimpft mit Bodenproben oder besser mit Jauche oder anderm Schmutzwasser und leitet eine Mischung von Sauerstoff und Methan in die Nährlösung ein, so bildet sich, bei 30 bis 37 Grad, bald eine Haut, die großenteils aus *Pseudomonas methanica*, einem plumpen, in älteren Kulturen kokkenartiger Stäbchen, außerdem aus andern Mikroben besteht. Mittels Agarplatten, die man in einer Atmosphäre von $^1{}_3$ Methan und $^2{}_3$ Luft hält, läßt sich *Pseudomonas methanica* leicht rein züchten und verbrennt dann Methan auch in Reinkultur. Ob die Verbrennung des Methans für die genannte Form ein obligatorischer Prozeß ist, ob es sich also um einen streng spezialisierten Spaltpilz handelt, wäre noch zu untersuchen. Ob der Aufbau der organischen Substanz der Zellen vom Methan aus erfolgt oder von der Kohlensäure, die durch dessen Verbrennung, entsteht, ist gleichfalls noch unbekannt.

Mit wenigen Worten sei noch eines weiteren Produktes unvollständiger Verbrennung gedacht, des Kohlenoxyds. Dies Gas, so wird angegeben, wird auch von bestimmten Bakterien, und zwar dem in diesem Kapitel (S. 455) schon genannten *Bact. oligocarbophilum* verbrannt und als Energiequelle ausgenutzt. Genauere Untersuchungen darüber fehlen noch.[1])

* * *

Wir kommen nun zur Besprechung der in physiologischer Hinsicht am besten durchgearbeiteten autotrophen Bakterien, das sind die Erreger der Nitrifikation, von denen schon (S. 451) gesagt wurde, daß es auch diejenigen Bakterien sind, bei welchen man zuerst auf die Möglichkeit einer bakteriellen Verarbeitung der Kohlensäure aufmerksam wurde. In chemischer Hinsicht handelt es sich bei der Nitrifikation, kurz gesagt, um folgendes: Bei der Fäulnis oder Verwesung von Eiweißkörpern und andern stickstoffhaltigen Verbindungen tritt der Stickstoff zum allergrößten Teil, soweit er nämlich nicht als freier Stickstoff, Stickoxyd oder Stickoxydul oder in Form anderer, weniger wichtiger Verbindungen, z. B. des durch den Geruch nach Häringslake bekannten Trimethylamins[2]), entweicht, als Ammoniak nach außen. Das Ammoniak kann flüchtig werden und eventuell später mit Niederschlägen an andern Stellen wieder zur Erde zurückkehren, oder aber, — dies z. B. in sauren Böden — es kann gebunden werden und tritt dann

1) Kaserer, H., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 769.

2) Über Bildung dieses Stoffes durch *Bact. prodigiosum* vgl. Ackermann, D., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 209.

z. B. als schwefelsaures Salz auf. Solche Ammoniumsalze sind nun in durchlüfteten Medien nicht beständig, gehen vielmehr bei Sauerstoffzutritt zunächst in salpetrigsaure, dann in salpetersaure Salze über:

$$(NH_4)_2CO_3 + 3O_2 = 2HNO_2 + CO_2 + 3H_2O + 148 \text{ Kal.}$$

$$2KNO_2 + O_2 = 2KNO_3 + 44 \text{ Kal.}$$

Diese zwei Gleichungen versinnbildlichen nun den Prozeß, den man als Nitrifikation bezeichnet.

Man nutzte schon lange die Nitrifikation für die Zwecke der Agrikultur aus, in den sog. Salpeterhütten,[1]) ehe man noch ahnte, daß stets Ammoniumsalze das Ausgangsprodukt der Nitrifikation sind. Man mengte stickstoffhaltiges, organisches Material mit lockerem Boden, so daß reichliche Lüftung desselben stattfand, sorgte für genügende Durchfeuchtung, z. B. mit Harn, wodurch gleichzeitig weiteres stickstoffhaltiger Material zugefügt wurde, endlich auch für Gegenwart basischer Stoffe (Kalk), um die entstehende Salpetersäure zu binden, und als Endprodukt resultierte salpetersaurer Kalk, eines der wichtigsten stickstoffhaltigen Düngemittel für die höheren Pflanzen.

Man hielt nun zunächst die Nitrifikation für einen rein chemischen Vorgang; in geschichtlicher Hinsicht war das ja das Los aller von Bakterien bewirkten Gärungen oder anderweitigen Umsetzungen. Sah man doch, daß man Ammoniak z. B. bei Durchleiten durch eine erwärmte mit Platinschwamm beschickte Röhre zu Salpetersäure verbrennen konnte. Man stellte sich vor, daß in jenen Salpeterhütten der poröse Boden die Rolle des Platinschwamms spiele. Ohne die geschichtliche Entwicklung der Frage hier genauer zu verfolgen, erwähnen wir nur, daß man im Jahr 1862[2]) zuerst die Möglichkeit einer biologischen Deutung der Nitrifikation ins Auge faßte und im Jahr 1878[3]) den Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung führte, indem man nachwies, daß vergifteter oder sterilisierter, z. B. chloroformierter Boden die Nitrifikation nicht unterhielt. Doch dauerte es noch lange Zeit, bis 1889, ehe es gelingen wollte, die Nitrifikationserreger zu erkennen, in Reinkultur zu züchten und so die Vorbedingungen für ein tieferes wissenschaftliches Eindringen in den Prozeß zu schaffen.[4])

Beimpfte man Nährlösungen, die Ammonsalze enthielten, mit Bodenproben oder mit geeignetem anderm Material, so erfolgte der Ver-

1) Niklewski, B., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 388.
2) Louis Pasteur.
3) Litt. in Lafars Hdb., Bd. 3, S. 181.
4) Sergius Winogradsky.

brennungsvorgang bald derart, daß aus dem Ammon sofort Nitrat hervorzugehen schien, bald derart, daß als Zwischenstufe Nitrit gebildet wurde, oder endlich so, daß nur Nitrit gebildet wurde, die Bildung von Nitraten aber ganz unterblieb, ohne daß man sich das zu erklären vermochte. Die Lösung des Rätsels erfolgte dann durch die Entdeckung der Nitrifikationserreger, und der heutige Stand unserer Kenntnisse ist etwa der folgende: Es gibt zwei Gruppen nitrifizierender Bakterien: die einen, die sogenannten Nitrosobakterien, oxydieren Ammonium zu salpetriger Säure, die andern, die Nitrobakterien, vollenden diese Oxydation und verbrennen die salpetrigsauren Salze zu salpetersauren Salzen. Beide sind ganz streng spezialisiert und vermögen ohne diese Oxydationen nicht zu leben. Die dabei entwickelte Energie verwenden sie zur Assimilation der Kohlensäure. Organische Stoffe sind zu ihrer Ernährung nicht tauglich; sog. gute Nährstoffe, mit denen man gewöhnliche Bakterien mit Vorliebe ernährt, in künstlichen Kulturen allerdings oft auch überfüttert, können ihrer Entwicklung sogar schädlich werden. Wir haben hier also im Gegensatz zu dem Befund bei den wasserstoffoxydierenden Arten streng obligate Autotrophie vor uns.

Wir beschäftigen uns nun zunächst mit den Nitrosobakterien also Nitritbildnern. Will man sie einfangen, so verwendet man eine Nährlösung, welche außer den sonst unerläßlichen Nährsalzen Kaliumphosphat, Magnesiumsulfat, noch ein Ammoniumsalz, z. B. 0,2 bis höchstens 0,3% schwefelsaures Ammon und eine kohlensaure Base, kohlensaures Magnesium, oder besser kohlensauren Kalk enthält. Impft man mit einer geeigneten, wenige Zentimeter unter der Oberfläche einem Acker entnommenen Bodenprobe, so beginnt unter der Voraussetzung, daß reichlicher Sauerstoffzutritt stattfindet, schon nach kurzer Zeit die Nitritbildung. Gleichzeitig sieht man einen zooglöenbildenden kokken- oder kurzstäbchenförmigen Spaltpilz, dem diese Oxydation zuzuschreiben ist, am Boden des Gefäßes die kolensaure Magnesia bzw. die Kreide überziehen. Bald tritt derselbe in ein Schwärmstadium, welches, wie es scheint, durch die Abnahme des Ammongehalts ausgelöst wird, und in welchem die Oxydationskraft der Zellen eine größere ist als im Zooglöenzustand. Nach einiger Zeit ist alles Ammon verschwunden, und die Zellen verlieren wieder Geißeln und Schwärmfähigkeit. Gibt man neues Ammonsalz hinzu, so wiederholt sich das Spiel, und man kann so durch eine Kultur recht erhebliche Mengen von Ammon oxydieren lassen. Die lange Zeit vergeblich versuchte Reinzucht gelingt dann, wenn man keine Gelatineplatten verwendet, auf welchen die Nitrosobakterien nicht wachsen, sondern andere feste Böden, z. B. solche aus Agar, den man gut

ausgewaschen hat, Gipsplatten, Filtrierpapierstreifen oder, das ist das klassische Rezept, gallertige Kieselsäure. Man setzt solchen Böden die oben genannten Nährsalze zu und impft aus einer Rohzucht. Es erscheinen nach einiger Zeit kleine, sehr stark lichtbrechende, festgefügte, aus Zooglöen zusammengesetzte Kolonien, die bald lockerer werden und dann aus Schwärmern bestehen. Von solchen Kolonien ausgehend, kann man sich in der üblichen Weise Reinzuchten verschaffen. Es sei erwähnt, daß man, bevor es gelang, die Nitrosobakterien auf den genannten festen Böden zu züchten, sie vermittels der sog. Methode der *negativen Plattenkultur* isoliert hat, einer Methode, die weniger sicher ist: Man impft aus einer Rohzucht auf Gelatineplatten, die Fleischsaft oder andere organische Stoffe enthalten, auf welchen die Nitritbildner nicht wachsen, und impft dann von solchen Stellen dieser Nährböden, an welchen kein Bakterienwachsthum erfolgt ist, in sterile, ammonhaltige Nährlösungen über; so ist man sicher, keine gewöhnlichen Fäulnisbakterien überzuimpfen, und, falls die Kultur angeht, hat man von jenen Stellen, an denen kein Bakterienwachsthum sich gezeigt hatte, lediglich die Keime von Nitrosobakterien, die dort gelegen hatten, aber nicht gewachsen waren übertragen.

Das zunächst auffallendste Vermögen der Nitritbakterien, die Assimilation der Kohlensäure, kann dadurch über allen Zweifel erhoben werden, daß man die Nährlösungen mit absolut reinen Nährsalzen herstellt, und diese dann während der Kulturdauer unter großen Glocken hält, in welche nur Luft eintritt, die man auf das sorgfältigste von allen Spuren flüchtiger organischer Stoffe, die leicht zur Fehlerquelle werden können, befreit hat. Man findet dann, daß auf Kosten der Kohlensäure Bakteriensubstanz gebildet wird; ohne Kohlensäure unterbleibt das Wachstum, nur durch Bikarbonate (halbgebundene Kohlensäure) kann sie vertreten werden. Allerdings arbeiten unsere Bakterien recht wenig ökonomisch, denn es wird nur ein Teil Kohlenstoff in organischer Form in den Zellen der Nitritbildner festgelegt auf 35 Gewichtsteile oxydierten Stickstoffs. Man kann im Einklang damit leicht beobachten, daß eine Kultur, in der erst sehr wenig Bakterienleben sichtbar ist, bereits lebhaft oxydiert, da eben jede Zelle verhältnismäßig starke Oxydation unterhält. Schließt man Kohlensäure oder doppelkohlensaure Salze aus der Nährlösung aus, so findet kein Wachstum statt; nur wenn man sehr reichlich impft, kann der Prozeß auch ohne die genannten Stoffe, d. h. wenn von Kohlenstoffverbindungen nur Karbonate in der Lösung vorhanden sind, einsetzen und weitergehen, weil die entstehende salpetrige Säure dauernd Kohlensäure aus den Karbonaten frei macht. Versucht man nun den Nitritbildner ohne Zufuhr von

Ammonium zu züchten und ihm statt dessen andere Stoffe als Energiematerial zuzuführen, so mißlingt das. Er ist also ganz streng spezialisiert.

Besonders beachtenswert ist es, wie schon kurz angedeutet, daß in solchen Reinkulturen die Nitritbildung schon durch verhältnismäßig geringe Mengen von guten organischen Nährstoffen gehemmt wird, und die Hemmung ist um so deutlicher, je besser für gewöhnliche Bakterien der betreffende Nährstoff ist, außerdem in Lösungen deutlicher als bei der Kultur auf festen Substraten. Zucker und Pepton verhindern die Nitritbildung, falls ihre Erreger in Lösungen, nicht auf Sand oder ähnlichen festen Böden gezüchtet werden, schon in einer Konzentration von 0,2%. Andere Stoffe, organische Säuren[1]) usw. werden in größerer Menge als Zucker ertragen; so wird das Ammonium, wenn es als essig-, milch-, äpfel-, bernstein-, weinsaures Ammon geboten wird, auch in $^1/_2$ bis 1% iger Lösung, vollkommen in salpetrige Säure überführt. Doch ist besonders zu merken, daß solche oder andere organische Stoffe niemals die Ernährung des Nitritbildners übernehmen können.

Bei geeigneter Versuchsanstellung kann man aber auch einen geradezu begünstigenden Einfluß geringer Mengen von organischen Stoffen auf Reinkulturen des Nitritbildners feststellen. Schon der Entdecker[2]) desselben fand, daß Pferdemistdekokt förderlich wirkt. Sodann[3]) wurde festgestellt, daß 0,02 bis 0,05% Traubenzucker unsern Spaltpilz begünstigt, falls er auf sterilem Sand oder Boden statt in Lösungen gezüchtet wurde. Der Zucker wird dabei verbraucht, vermag aber die Kohlensäure nicht zu ersetzen. Es ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß er eine „Ersatzenergiequelle" vorstellt.

Auch wird der Nitritbildner in Reinkultur gefördert, wenn man ihn auf mit Bodenauszügen[4]) und mit den nötigen Nährsalzen getränkten, starren Substraten züchtet, Extrakte trockener Blätter, die außer den Nährsalzen geboten werden, wirken gleichfalls gut; sie haben zur Folge, daß die Vegetation des Nitritbildners in Form gelber Auflagerungen viel früher auf den Platten sichtbar wird, als wenn keine Blätterextrakte, sondern ausschließlich die Nährsalze zur Verfügung gestellt werden. Diese Förderung tritt zumal in der ersten Zeit der Kultur gut hervor;

1) Boullanger und Massol, Ann. de l'Inst. Pasteur, 1904, t. 18, p. 180.

2) Winogradsky, S. und Omelianski, W., B. C. II, 1899, Bd. 5, S. 432.

3) Bazarewski, S., Diss. Göttingen 1906. Coleman, L. C., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 401.

4) Die Förderung der Nitrifikation durch organische Stoffe in Rohkultur und im Boden wird im Kap. XIX noch eingehend besprochen. Oben handelt es sich wesentlich um Reinkulturen.

im Einklang mit den oben genannten Versuchen macht sie sich bei Zucht in flüssigen Medien nicht geltend, — allerdings ist das für Blattauszüge und Bodenextrakte noch mittels Reinkulturen sicher nachzuweisen.[1])

Die Nitrosobakterien vermögen ganz ausschließlich aus Ammonium Nitrit zu bilden, sie sind außerstande, aus organischen Stickstoffverbindungen Ammonium abzuspalten und es dann zu verbrennen. Wird also, wie das z. B. in den oben genannten Salpeterplantagen der Fall ist, organisch gebundener Stickstoff in salpetrige Säure überführt, so ist das ein sicheres Zeichen dafür, daß an der betreffenden Lokalität außer Nitrosobakterien noch gewöhnliche saprophytische Formen anwesend sind, welche aus den organischen Stoffen Ammonium abspalten.

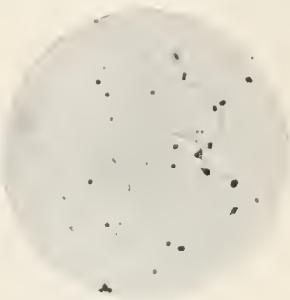


Abb. 86.
Nitritbildner aus Java.
Schwärmer aus einer flüssigen Kultur.
(Vergr. 800.)
Mikrophotographie.
Nach Winogradsky aus Lafars Hdb.

Es sei noch erwähnt, daß die Nitritbildner gegen allzugroße Gaben von Ammonsalzen empfindlich sind; sie werden, je nach ihrer Herkunft, durch 3 bis 5% schwefelsaures Ammonium gehemmt.[2]) Auch starke Nitritgaben schädigen sie. Auffallend ist es dagegen, daß sie recht große Mengen von Schwermetallsalzen, Kupfer-, Bleisalzen, usw. sehr gut ertragen.[3])

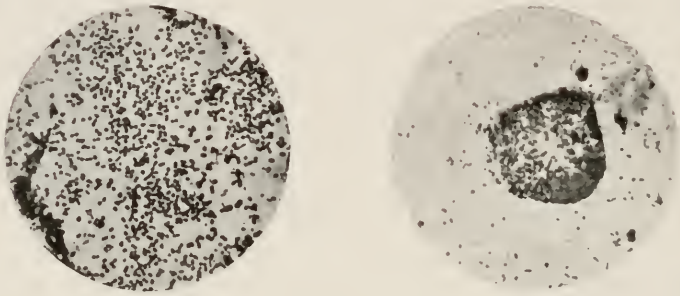
Was die Beziehungen der Nitritbildner zur Temperatur angeht, so werden sie durch eine Temperatur von 45 Grad etwa in 5 Minuten abgetötet; das Temperaturoptimum für ihr Wachstum liegt bei 37 Grad.[2])

Das eben Ausgeführte bezieht sich im wesentlichen auf den sogenannten westeuropäischen Nitritbildner, ein Kurzstäbchen, das als *Nitrosomonas Europaea* bezeichnet wurde; es ist etwa 1 auf 1,5 μ groß, und besitzt im Schwärmzustand eine Geißel von mittlerer Länge. Die anderen bisher bekannt gewordenen Nitritbildner dürften diesem Westeuropäischen in physiologischer Beziehung in den wesentlichen Zügen gleichen. Ein ähnlicher, etwas kleinerer, weniger zum Schwärmen neigender oder auch ganz unbeweglicher Nitritbildner ist aus Japan bekannt, Auch ein in Nordafrika beobachteter, dem westeuropäischen ähnlicher

1) Makrinoff, J., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 415.
2) Boullanger et Massol, Ref. in K. J. 1903, Bd. 14, S. 444.
3) Boullanger et Massol, Ann. de l'Institut Pasteur, 1904, t. 18, p. 180.

Nitritbildner ist nur schwierig zum Schwärmen zu bringen. Aus Buitenzorg ist bekannt geworden *Nitrosomonas javanensis*, dessen sehr kleine Zellen sich des Besitzes einer 30 μ langen Geißel erfreuen (Abb. 86, 87 b).

In Rußland hat man eine *Nitrosomonas* (Kasan, Abb. 87 a) und einen nitritbildenden Kokkus (*Nitrosococcus*) (St. Petersburg) nachgewiesen, desgl. einen Kokkus in Südamerika (Abb. 88), Australien. Aus Moskau wird neuerdings[1]) ein von dem Petersburger etwas abweichender, ovaler, stets unbeweglicher Nitritbildner beschrieben, dessen Größenmaße 1,8 : 1,3 μ sind.



a *b*

Abb. 87.

a Nitritbildner aus Kasan; Bodensatz einer flüssigen Kultur. (Vergr. 800.)

b Nitritbildner aus Java; Zooglöa im Zustand der Zerstreuung. (Vergr. 800.) — Mikrophotographien.

Nach Winogradsky aus Lafars Hdb.

Solche oder naheverwandte Formen sind es also, die auf Erden die Verbrennung des Ammoniaks zu salpetriger Säure bewirken. Wenn gelegentlich angegeben wird, daß auch andere Formen, und zwar gewöhnliche Saprophyten dasselbe leisten könnten, so beruht das auf Irrtum. Andererseits vermögen aber die Nitrosobakterien nicht die salpetrige Säure zu Salpetersäure weiter zu oxydieren, das ist vielmehr das Werk der Nitrobakterien, denen wir uns nunmehr zuwenden müssen, um die Nitrifikation in Gedanken zu Ende zu führen.

Zum Einfangen auch dieser Bakterien benutzt man am besten eine rein mineralische Nährlösung, die aber kein Ammonsalz, sondern statt dessen salpetrigsaures Salz, z. B. Natriumnitrit, enthält, außerdem die anderen Nährsalze und ein Karbonat, z. B. Soda. In einer solchen entwickeln sich, vorausgesetzt, daß Kohlensäure und Sauerstoff Zutritt hat,

1) Makrinoff, S., B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 415.

die Nitratbildner als Bodensatz oder als schleimige Häutchen und stellen kleine, unbewegliche, spindelförmige Stäbchen vor. Auch sie werden auf Agar oder anderen festen Böden, denen man keine organischen Stoffe hinzufügt, (aber nicht auf Gelatine) rein gezüchtet. Ihre Kolonien erscheinen erst nach längerer Zeit als kleine, stark lichtbrechende Körnchen; von diesen kann man dann in nitrithaltige Nährlösungen abimpfen und so Reinkulturen weiterzüchten. Die Intensität der Nitratbildung in ihnen ist sehr von den Bedingungen abhängig und wird natürlich zumal durch starke Lüftung gesteigert. Aus den Ergebnissen solcher Kulturen kann auf die Autotrophie des Nitratbildners geschlossen werden, und es zeigt sich, daß er noch weniger ökonomisch arbeitet als der Nitritbildner; denn auf vierzig Teile oxydierten Stickstoffs legt er nur einen Teil Kohlenstoff in organischer Bindung fest.[1])

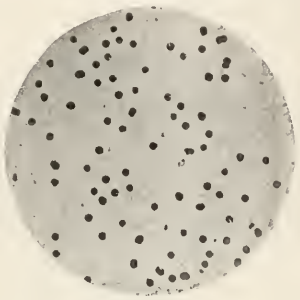


Abb. 88.
Nitritbildner aus Quito. Präparat aus einer Kolonie auf Kieselsäuregallerte. (Vergr. 800.) Mikrophotographie. Nach Winogradsky aus Lafars Hdb.

Auch für den Nitratbildner wurde die Unbrauchbarkeit organischer Stoffe zum Zweck der Ernährung und die Empfindlichkeit gegen organische Stoffe festgestellt, doch ist er nicht so empfindlich wie der Nitritbildner. Außerdem zeigt sich, daß die hemmende Wirkung dieser organischen Stoffe sich mehr auf das Wachstum und die Vermehrung als auf die Oxydationstätigkeit erstreckt: gut „eingearbeitete", nitratbildende Kulturen, d. h. solche, in denen größere Mengen des Nitratbildners sich befinden, werden durch organische Stoffe weniger geschädigt als solche, die nur mit geringen Mengen von Nitratbildnern beimpft werden. Sodann ist ein Anpassungsvermögen des Nitratbildners unverkennbar. Fleischwasser z. B, in welchem die Nitratbildung stark gehemmt wird, verliert diese Wirkung, wenn der Nitratbildner allmählich an höhere Konzentration desselben gewöhnt wird. Eine Verarbeitung der organischen Stoffe des Fleischwassers findet dabei aber nicht statt. Endlich ist noch folgendes zu beachten: Allem Anschein nach wird auch der Nitratbildner ebenso wie der Nitritbildner (S. 464) durch sehr geringe Mengen organischer Stoffe, z. B. Zucker, gefördert, wenn er auf Sand oder Erde gezüchtet wird.[1]) Diese Zuckerspuren können die Kohlensäure nicht ersetzen, auch hier muß vielmehr die Zucker-

1) Coleman, L. C., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 401.

wirkung vorläufig unerklärt bleiben. Übrigens hatte schon der Entdecker[1]) des *Nitrobacter* festgestellt, daß in dessen Reinkulturen die Nitratbildung befördert wird durch geringe Mengen von Harnstoff und Pepton, insonderheit bei reichlicher Beimpfung, d. h. dann, wenn die genannten organischen Stoffe sich auf eine große Zahl von Zellen verteilen. Auch Heu- und Blätterinfus in geringer Konzentration wirkt fördernd; wie diese Förderung sich erklärt, entzieht sich heutigen Tages ganz ebenso wie das Wesen der Förderung des Nitritbildners durch

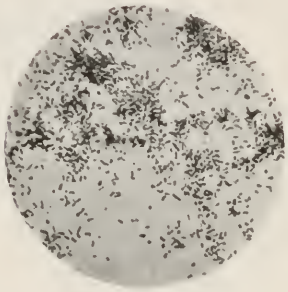


Abb. 89.
Nitratbildner aus Quito aus dem den Boden des Gefäßes auskleidenden Häutchen in einer flüssigen Kultur. (Vergr. 800.) — Mikrophotographie.

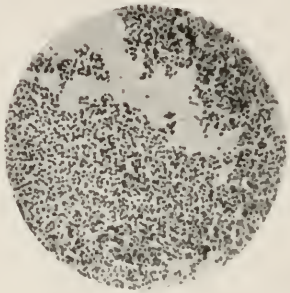


Abb. 90.
Nitratbildner aus Petersburg. Präparat aus einer Kultur auf Nitritagar. (Vergr. 800.) Mikrophotographie.

Nach Winogradsky aus Lafars Handbuch.

geringe Mengen gewisser organischer Stoffe unserer Kenntnis. Da die Zufuhr von Eisensalzen zur nitrithaltigen Nährlösung die Überführung des Nitrits in Nitrat außerordentlich begünstigt, wird man sich dem Eindruck nicht entziehen können, daß in den Fällen, in welchen Blattdekokte oder andere, ähnliche Zusätze die Förderung bedingen, gar nicht die organischen Stoffe, sondern mineralische Bestandteile begünstigend wirken mögen.

Ganz besonders beachtenswert ist endlich die große Empfindlichkeit des Nitratbildners gegen Ammoniak und seine Verbindungen.[2]) Freies Ammoniak ist ganz außerordentlich schädlich, in einer Konzentration von 0,0005 % bedingt es schon Hemmung der Nitratbildung aus Nitrit; es wird angegeben, daß es die Vermehrung des Nitratbildners noch ungünstiger beeinflusse als seine oxydative Tätigkeit. Auch Ammonium-

1) Winogradsky, S. und Omelianski, W., B. C. II, 1899, Bd. 5, S 329.
2) Löhnis, F., B. C. II, 1904, Bd. 13, S. 706.

salze, z. B. schwefelsaures Ammonium, wirken schädlich, aber doch erst in weit höherer Konzentration. Jedenfalls ergibt sich hieraus schon, daß alkalisch reagierende Böden, die Ammoniumsalze enthalten, für die Entwicklung des Nitratbildners nicht geeignet sind. Erwähnt sei auch, daß Nitritlösungen, welche mehr als 2% Nitrit enthalten, nicht vom Nitratbildner oxydiert werden. Auch bei einem zu hohen Nitratgehalt (2,5%) stockt die weitere Nitratbildung.

Der Nitratbildner wird durch eine Temperatur von 55 Grad innerhalb der Zeit von 5 Minuten abgetötet. Das Temperaturoptimum liegt bei 37 Grad.[1])

Nitrobakterien, d. h. Vertreter der physiologischen Gattung *Nitrobacter (Bacterium Nitrobacter)* sind zuerst aus amerikanischen, dann auch aus deutschen und aus russischen Böden isoliert worden (Abb. 89, 90). In allen Fällen handelt es sich, wie schon kurz angedeutet, um sehr kleine, etwa 1 μ lange, dünne Stäbchen mit zugespitzten Enden, an welchen man durch geeignete Präparation die Ausbildung einer Schleimhülle nachweisen kann.

Andere Spaltpilze oder gar höhere Pilze, die zur Nitratbildung befähigt wären, sind bislang noch nicht nachgewiesen worden, manchen gegenteiligen Angaben zum Trotz, und umgekehrt vermögen unsere Bakterien nur Nitrite zu oxydieren, nicht aber andere Stickstoffverbindungen zu verbrennen. Züchtet man Nitroso- und Nitrobakterien in Mischkultur in Fleischwasser, so wird der Stickstoff aus dessen organischen Verbindungen nur dann in Salpeterstickstoff überführt, wenn man als dritten Spaltpilz noch einen heterotrophen, z. B. *Bac. mycoides*, der aus Eiweiß Ammoniak abspaltet, hinzugesellt. Es liegt dann eine lehrreiche Vergesellschaftung von drei Bakterienarten vor.[2])

Somit steht die Physiologie der nitrifizierenden Bakterien in ihren Grundlinien fest. Im einzelnen ist aber vieles noch erst zu erforschen, und allen anderen Fragen voran erhebt sich die folgende: Ob diese Bakterien, denen ein eigenartiges Oxydationsvermögen für ganz bestimmte anorganische Stoffe zukommt, neben diesen Oxydationen regelmäßig auch noch eine typische Veratmung organischer Stoffe unterhalten, vielleicht unterhalten müssen, um zu leben, oder nicht. Beim heutigen Stand der Kenntnisse können wir darüber nichts aussagen, wir wissen es nicht. In jenen oben mitgeteilten Versuchen, aus denen hervorgeht, daß geringe Zuckermengen die Nitrifikation fördern, hat man nachgewiesen, daß der

1) Boullanger und Massol, Ref. in K. J. 1903, Bd. 14, S. 444.
2) Omelianski, W., B. C. II, 1899, Bd. 5, S. 473.

Zucker nicht etwa katalytisch wirkt, sondern verschwindet, also offenbar von den Bakterien zerstört wird. Die Befähigung zur Dissimilation organischer Stoffe ist also jedenfalls vorhanden.

In welcher Weise die Oxydation des Ammoniums zu Nitrit, bzw. des Nitrits zu Nitrat mit der Reduktion und Assimilation der Kohlensäure verknüpft ist, darüber wissen wir schlechterdings nichts. Es dürfte wahrscheinlich sein, daß es sich bei den genannten Oxydationen um Enzymwirkungen handelt. Versuche, solche Enzyme nachzuweisen, oder gar zu isolieren, schlugen aber fehl.[1])

Wie verläuft nun draussen in der freien Natur die Nitrifikation? Es hat lange Zeit gewährt, bis festgestellt war, daß sie stets in zwei aufeinanderfolgenden Phasen vor sich geht, der Nitrit-, und der sich an schließenden Nitratbildung, und das hat darin seinen Grund, daß an den meisten Standorten der Nitrifikationsbakterien, z. B. im gut durchlüfteten Boden, nichts davon wahrzunehmen ist; im selben Maße als Ammoniumsalze verschwinden, treten vielmehr, scheinbar sofort, salpetersaure Salze auf; die Nitrite scheinen als Zwischenstufe zu fehlen. Auf Grund der uns nun bekannten kulturellen Erfahrungen darf diese Tatsache so gedeutet werden, daß die von den Nitritbildnern produzierte salpetrige Säure von den Nitratbildnern, die mit ersteren die genannten Standorte teilen, sofort übernommen und weiter oxydiert wird. An manchen Standorten in der freien Natur ist allerdings auch Nitritbildung zu beobachten, indem dieses Salz sich bis zu einem gewissen Grade anhäuft, ehe es weiter verbrannt wird. Das ist z. B. in manchen sauren Böden der Fall. Es dürfte wohl noch aufzuklären sein, ob die Bodensäure hier die Nitratbildung, aber nicht die Nitritbildung hemmt, oder ob vielleicht beschränkter Sauerstoffzutritt dafür verantwortlich zu machen ist. Gute Durchlüftung fördert, wie gesagt den Ablauf der Nitrifikation stets ganz außerordentlich. Andererseits ist es ohne Schwierigkeiten zu verstehen, warum in ammoniakhaltigen Böden die Nitratbildung gehemmt wird und Nitrit sich ansammelt: das beruht eben auf der erwähnten, großen Empfindlichkeit des Nitratbildners gegen freies Ammoniak. Darauf ist vielleicht auch zurückzuführen, daß man in der See häufig nur Nitritbildung, nicht aber Nitratbildung beobachten kann: im Seewasser sind an den Standorten nitrifizierender Bakterien natürlich stets Ammoniumverbindungen, gebildet durch Fäulnis der Meeresorganismen, vorhanden; wegen der alkalischen Reaktion des Seewassers ist somit auch immer, wenngleich nur spurenweise, freies Ammoniak vorhanden, und genügt vielleicht schon, um den Nitrat-

1) Omelianski, W., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 263.

bildner zu schädigen; doch muß das noch genauer untersucht werden (vgl. Kap. XX).

Auch in Kulturen kann man die Unterdrückung der Nitratbildung durch Ammoniak ohne Schwierigkeiten nachweisen: Impft man ammoniumsalzhaltige Kulturen, welche durch Zusatz von basischem Magnesiumkarbonat alkalisch reagieren und infolgedessen freies Ammoniak enthalten, mit Bodenproben, so entwickelt sich zunächst wesentlich nur der Nitritbildner, und das Nitrit häuft sich in der Nährlösung an; erst wenn alles Ammonium zu Nitrit oxydiert ist, setzt die Tätigkeit der im Impfmaterial vorhandenen Nitratbildner ein. Sorgt man aber dafür, daß diese Nährlösungen kaum alkalisch, sondern fast neutral reagieren, z. B. dadurch daß man statt der Magnesia kohlensauren Kalk verwendet, so wird aus dem Ammoniumsalz kein Ammoniak frei, der Nitratbildner kann, durch das gebundene Ammonium nur verhältnismäßig wenig gehemmt, in Tätigkeit treten, sobald der Nitritbildner ihm Nitrit liefert, und kann dieses nach Maßgabe seiner Entstehung sofort weiter verbrennen. Zum Zwecke der glatten Durchführung der Nitrifikation ist es also empfehlenswerter, Kreide statt Magnesia den Nährlösungen hinzuzufügen, und das hat auch noch den Vorteil, daß dann kein Ammoniakgas in die Luft entweicht und verloren geht.[1])

Es ist zur Vervollständigung des Bildes, das wir von der Nitrifikation entworfen haben, noch darauf hinzuweisen, daß bei diesem Vorgang auch auf andere Weise Stickstoffverluste entstehen können, indem freier Stickstoff entweicht; das ist so zu erklären: Wie jeder Chemiker weiß, entwickeln Lösungen von salpetrigsaurem Ammon, — d. h. von dem Salz, welches bei der Nitrifikation stets vorhanden ist, solange noch nicht alles Ammon oxydiert und solange auch noch nicht alle salpetrige Säure in Salpetersäure überführt ist, — freien Stickstoff, zumal beim Erwärmen. Aus diesem Grund kann auch während des Ablaufs der Nitrifikation freier Stickstoff entweichen. Bis über 15% des Ammoniumstickstoffs soll u. U. auf solche Weise verloren gehen.[2])

Anhangsweise sei kurz darauf hingewiesen, daß ein obligat autotrophes *Bact. nitrator* beschrieben worden ist, welches Ammoniak direkt zu Nitrat oxydieren und hieraus die Energie zur Assimilation der Kohlensäure schöpfen soll, ferner ein *Bact. azotofluorescens*, das Ammoniak unter Stickstoffentwicklung zersetzen soll. Eingehende Begründung dieser Angaben fehlt bisher.[3])

* * *

1) Löhnis, F., B. C. II, 1904, Bd 13, S. 706.
2) Godlewski, E., zit. nach K. J. 1895, Bd. 6, S. 278.
3) Kaserer, H., Ref. in B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 170.

Wir kommen nun zu der großen Gruppe der sog. Schwefelbakterien,[1]) von denen es z. T. sicher bewiesen ist, z. T. aber mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden darf, daß sie autotroph leben. Die Kraft zur Reduktion der Kohlensäure gewinnen sie durch Oxydation von nicht mit Sauerstoff gesättigten, anorganischen Schwefelverbindungen, Schwefelwasserstoff, schwefligsauren, unterschwefligsauren Salzen und ähnlichen Verbindungen. Bekanntlich oxydieren sich Lösungen solcher Stoffe schon unabhängig von biogenen Prozessen langsam an der Luft; Schwefelwasserstoff z. B. zunächst zu Wasser und Schwefel, wobei 61, und der Schwefel zu Wasser und Schwefelsäure, wobei 141 Kalorien frei werden. Die Schwefelbakterien beschleunigen diese Oxydationen und verschaffen sich so in kurzer Zeit verhältnismäßig bedeutende Energiemengen.

Wir können in morphologischer Hinsicht die Schwefelbakterien zunächst in zwei große Gruppen sondern, einmal solche, welche zeitweilig Schwefel in ihrem Zellinneren ablagern, sodann solche, welche das niemals tun. Beginnen wir, ohne uns um die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse zu kümmern, mit den letzteren.

Impft man[2]) eine rein mineralische Nährlösung, die außer den notwendigen Nährsalzen (Kalium-, Ammonium-, Magnesiumsalzen, Phosphaten) noch unterschwefligsaures Natrium enthält und außerdem kohlensaures oder doppeltkohlensaures Natrium, mit etwas Grabenschlamm, so überzieht sich bei Luftzutritt die Lösung bald mit einer Haut, die aus Bakterien und zwischen diesen liegenden Schwefeltröpfchen besteht. Gleichzeitig wird das unterschwefligsaure Natrium unter Schwefelabscheidung oxydiert, und zwar zu schwefelsaurem Natrium. Der Versuch gelingt um so besser, je sorgfältiger man für Ausschluß organischer Kohlenstoffverbindungen sorgt. Die Bildung organischer Stoffe aus Kohlensäure läßt sich durch Verbrennung der Bakterienhaut quantitativ ermitteln. Außer den unterschwefligsauren Salzen werden Schwefelwasserstoff, Schwefelkalzium, ferner auch die sog. polythionsauren Salze z. B. tetrathionsaure Salze oxydiert.

Die Reinkultur dieser Formen gelingt leicht auf Agarplatten, die mit den entsprechenden Nähr- und Energiestoffen versetzt werden. Es handelt sich um kleine, bewegliche Kurzstäbchen, die mit dem Namen *Thiobacterium thioparum* belegt worden sind.

Durch einen ebenfalls autotrophen, *Thiobacterium denitrificans* be-

1) Vgl. die Literaturzitate in Omelianskis Bearbtg. d. Schwefelbakterien in Lafars Hdb. Bd. 3, S. 214.

2) Beijerinck, M. W., B. C. II, 1904, Bd. 11, S. 593.

nannten Spaltpilz, der gestaltlich dem ebengenannten außerordentlich ähnlich ist, soll ferner Schwefel oxydiert werden zu schwefelsauren Salzen, und zwar mittels des aus salpetersauren Salzen durch Denitrifikation freiwerdenden Sauerstoffs. Freier Stickstoff (oder Stickoxydul und Stickoxyd) würden also bei diesem Prozeß entbunden.

$$(5S + 6KNO_3 + 2H_2O = K_2SO_4 + 4KHSO_4 + 2N_2 + 626 \text{ Kal.})$$

Nähere Untersuchungen dieser Ernährungsweise fehlten bis vor kurzem, neuerdings wird aber berichtet, daß man jederzeit solche Formen leicht demonstrieren kann: Man isoliert sie aus Meeresschlamm und züchtet sie auf Agar, welchem man verbrennliche Schwefelverbindungen (Thiosulfat) beigibt. Anaerob vermögen sie nur bei Salpeterzufuhr zu wachsen. Hier wird also der Schwefel durch den Nitratsauerstoff oxydiert und die dabei freiwerdende Energie zur Assimilation der Kohlensäure verwendet.[1])

Wir sind hiermit auf Meeresbakterien zu sprechen gekommen und müssen nun noch sagen, daß man, schon bevor man das *Thiobacterium thioparum* kennen lernte, im Seewasser des Neapler Golfs autotrophe Spaltpilze nachgewiesen hat,[2]) welche dieselben oder doch ähnliche Oxydationsvorgänge unterhalten wie jenes. Als Kraftquelle, die der mineralischen Nährlösung zugesetzt wurde, diente hierbei Schwefelkalium oder unterschwefligsaures Natrium. Es bildete sich dicht unter der Oberfläche ein aus Schwefeltröpfchen und aus beweglichen Stäbchen bestehendes Häutchen, aus dem die Bakterien auf Agar reingezüchtet werden konnten. Bei Ausschluß von freier Kohlensäure und Mangel eines kohlensauren Salzes in der Nährlösung unterblieb die Entwicklung, trat langsam ein, wenn nur freie Kohlensäure geboten wurde, schnell aber, wenn ein Karbonat oder ein solches und freie Kohlensäure gegeben wurde. Also diente auch hier Kohlensäure, frei oder gebunden, als Baustoff. Die Oxydation, welche die Kraftquelle vorstellt, soll allerdings etwas anders verlaufen als bei *Thiobacterium thioparum:* es soll nämlich aus dem unterschwefligsauren tetrathionsaures und schwefelsaures Natrium gebildet werden, und der freie Schwefel soll seine Entstehung der Wechselwirkung zwischen dem entstandenen Tetrathionat und dem in der Lösung gebotenen unterschwefligsauren Natrium verdanken. Weitere Untersuchung dieser Frage ist geboten.[3]) Aus der Erfahrung, daß Zucker, den man den soeben behandelten autotrophen Meeresbakterien darbietet, nicht angegriffen wird, hat man geschlossen, daß die fragli-

1) Nathansohn, A., Stoffwechsel der Pflanzen, Leipzig 1910, S. 312.
2) Nathansohn, A., Mitt. a. d. Zool. Stat. z. Neapel 1902, Bd. 15, S. 655.
3) Beijerinck, M. W., B. C. II, 1904, Bd. 11, S. 593.

chen Spaltpilze außer der Oxydation der Schwefelverbindungen keine anderweitigen Oxydationen unterhalten, also keine Atmung, die in einer Verbrennung selbst gebildeter, organischer Stoffe besteht. Falls dieser Schluß zwingend ist, wäre also für diese Schwefelbakterien die oben für Nitrifikationsbakterien notgedrungen offen gelassene Frage, ob organische Stoffe veratmet werden, negativ beantwortet. Es erscheint jedoch fraglich, ob nicht von *Thiobacterium* andere organische Stoffe als Zucker dissimiliert werden können oder sogar müssen.

Inwieweit die Lebenstätigkeit der genannten Schwefelbakterien auf Enzymtätigkeit beruht, entzieht sich noch unserer Kenntnis. Mit wenigen Worten wollen wir aber darauf hinweisen, daß auf Agarplatten in einiger Entfernung von den Bakterienkolonien Oxydationswirkungen, die also extrazellulär wirkenden Enzymen zugeschrieben werden müssen, beobachtet werden konnten. Es wird nämlich Schwefel oxydiert, so daß sich auf schwefelgetrübten Platten um die Kolonien herum ein klarer Hof bildet. Vielleicht hat das den Sinn, daß so der unlösliche Schwefel in lösliche schwefligsaure Salze überführt werden soll, welche dann von den Zellen aufgenommen und oxydiert werden.[1])

Wir kommen jetzt zur Behandlung derjenigen Schwefelbakterien, welche Schwefeltröpfchen in ihrem Zellinnern ablagern können; es sind das die zuerst bekannt gewordenen Schwefelbakterien. Früher waren die Physiologen der Meinung, daß sie vorwiegend Reduktionsprozesse unterhielten, und daß die Entstehung von Schwefelwasserstoff auf ihre Rechnung zu setzen sei, bis man erkannte[2]), daß sie im Gegenteil den Schwefelwasserstoff oxydieren, und zwar zuerst zu Wasser und Schwefel:

$$2H_2S + O_2 = 2H_2O + 2S + 122 \text{ Kal.},$$

welch letzteren sie in ihrem Protoplasma speichern, um ihn sodann nach Bedarf zu Wasser und Schwefelsäure weiter zu verbrennen:

$$2S + 3O_2 + 2H_2O = 2H_2SO_4 + 282 \text{ Kal.}$$

Die Schwefelsäure tritt mit kohlensauren Salzen der Umgebung, vor allem mit Kreide in Berührung, und so entsteht endlich unter Freiwerden von Kohlensäure schwefelsaurer Kalk, Gips. Da letzterer u. U. wieder durch Bakterien reduziert werden kann (S. 408) unter Bildung von Schwefelwasserstoff, so ist hiermit des Kreislauf des Schwefels innerhalb der Bakterienwelt geschlossen.

Zählen wir die wichtigsten, hierhergehörigen Formen auf!

1) Nathansohn, A., Stoffwechsel, S. 383.
2) Winogradsky, S., Bot. Ztg., 1887, Bd. 45, S. 439.

Die bekanntesten Schwefelbakterien gehören zur Gattung *Beggiatoa* mit ihren verschiedenen Arten. Wir erinnern uns daran, daß es sich um kriechende Zellfäden handelt, die sich auf Grund verschiedener Dicke in viele Arten zerlegen lassen. Die häufigste Form ist vielleicht *Beggiatoa alba*, 4—5½ μ dick (Abb. 91). Durch sehr dünne Fäden ausgezeichnet ist *B. minima*, 1—2,5 μ dick. Zwischen beiden steht *B. media*, 2,5—4 μ dick. *B. arachnoidea* ist etwas dicker als *B. alba*, und endlich am mächtigsten ist *B. mirabilis*, jene zumal aus Brackwasser bekannte Riesenform (Abb. 68, S. 205). Zwischen diesen Arten gibt es nun alle möglichen Übergangsformen, man könnte denken, daß es sich um eine einzige Art handle, deren Vertreter je nach den Lebensbedingungen bald dickere, bald dünnere Fäden ausbilden. Es hat sich aber gezeigt, daß die Fäden, längere Zeit fortgezüchtet, die ihnen eigene Dicke konstant beibehalten, d. h. ein Übergang von einer Art in eine andere konnte nicht erwiesen werden. Doch sind weitere Untersuchungen dieser Frage erwünscht (vgl. S. 224). Ein wunderbares Schwefelbakterium ist *Thioploca Schmidlii*,[1]) im Grundschlick des Untersees (Bodensees) gefunden. Es handelt sich um *Beggiatoa*-ähnliche Fäden, die seilartig umeinandergewunden in einer weit abstehenden Gallertröhre darin stekken. Die Zellen sind bis gegen 10 μ, die Röhren bis 160 μ dick und mehrere Zentimeter lang.

Die Gattung *Thiothrix*, in Schwefelquellen mit *Beggiatoa* stets vereint vorkommend, aber im Gegensatz zu dieser festgewachsen und zur Bildung beweglicher Konidien befähigt (vgl. Abb. 40 auf S. 151), zerfällt ebenfalls je nach dem Durchmesser der Fäden in verschiedene Arten. *Th. nivea, tenuis* und *tenuissima* werden unterschieden. Übrigens ist zu beachten, daß die Fäden der erstgenannten Art nicht überall gleich dick sind, bei *Th. nivea* verjüngen sich die Fäden von der festgewachsenen

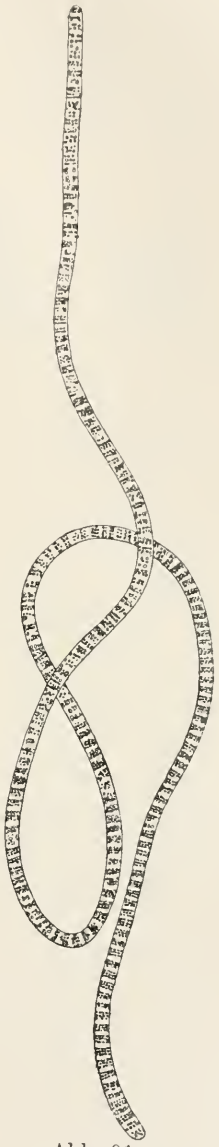


Abb. 91
Beggiatoa alba
vom toten Grund der Kieler Föhrde.
(Vergr. ca. 400.)
Nach A. Engler.

1) Lauterborn, R., Ber. d. d. bot. Ges. 1908, Bd. 25, S. 238.

Basis zum freien Ende hin. An der Basis sind sie 2—2,5 μ in der Mitte 1,7 μ, am Ende 1,5 μ dick. *Th. tenuis* ist 1,1 μ dick, *tenuissima* „fast unmeßbar" dünn.

Sodann haben wir noch die Gattungen *Thiophysa* (Abb. 92) und *Hillhousia*, wegen deren wir auf S. 205 verweisen. Ferner gibt es Schwefelspirillen, *Thiospirillum Winogradskyi*, eine Form von sehr schwankender Länge und 3 μ Querdurchmesser. Einige andere Arten, die als Schwefelspirillen beschrieben werden, sind entweder zu den Purpurbakterien zu rechnen, oder aber es ist die Natur ihrer Einschlüsse wohl noch nicht ganz sicher festgestellt.[1]) Auf die in Limanen zu beobachtenden, Niveaus bildenden Schwefelbakterien kommen wir gleich noch zu sprechen.

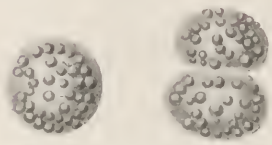


Abb. 92.
Thiophysa volutans.
Schwefelbeladene Zellen, nach dem Leben gezeichnet.
(Vergr. 950.)
Nach Hinze.

Wir haben hiermit eine kurze Übersicht über die farblosen Schwefelbakterien gegeben,[2]) die roten Schwefelbakterien werden wir später behandeln.

Es sei nun zunächst betont, daß der größere oder geringere Gehalt an Schwefel der Zellen kein spezifisches Unterscheidungsmerkmal ist, da der Gehalt je nach der Lebenslage wechselt, mit dem Gehalt der Umgebung an Schwefelwasserstoff steigt. Wie aus dem mikroskopischen Bild hervorgeht, bildet sich der Schwefel nicht in Form kleiner Kriställchen in den Zellen, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach in der Form zäher Tröpfchen. Diese liegen im Protoplasma, teilweise so stark peripher, daß die Meinung auftauchen konnte, sie lägen außerhalb des Protoplasmas, nur von der Zellhaut bedekt. Wahrscheinlicher aber ist

1) Omelianski, W., B. C. II, 1905, Bd. 14, S. 709.

2) Nachtr. Anm. Molisch, H., B. C. II, 1912, Bd. 32, S. 55 beschreibt noch eine Anzahl weiterer farbloser Schwefelbakterien mit intrazellulärem Schwefel, ein aus Süßwasser stammendes *Spirillum*, ferner ein marines *Bacterium* und ein marines *Spirillum*, sodann zwei neue *Thiothrix*- und eine neue *Beggiatoa*art aus der See, endlich das eigenartige *Bact. Bovista*, gleichfalls marinen Ursprungs; dieses bildet blasenförmige Kolonien, die bis zu 4 mm Durchmesser erreichen können; aus einer Blase können durch eine Art von Knospung Blasengruppen entstehen; die Zellen liegen in der Haut der Blasen, die von einer zellfreien Flüssigkeit erfüllt sind. Molisch sagt ferner, daß auch die Gattung *Achromatium (Monas)*, die ziemlich große oval-zylindrische Zellen bildet und von welcher Vertreter an der Küste von Dänemark (*A. Mülleri*) sowie im Schlamm von Altwässern des Rheins (*A. oxaliferum*) gefunden wurden, farblose Schwefelbakterien sind. *A. oxaliferum* soll mit *Hillhousia* identisch sein, während ich glaubte, *Hillhousia* in die Nähe von *Thiophysa* stellen zu sollen (vgl. S. 125).

es, daß sie immer innerhalb des Protoplasmas, manchmal vielleicht nur durch eine sehr dünne Protoplasmaschicht von der Zellhaut getrennt liegen. Flüssiger Schwefel ist nun unter gewöhnlichen Bedingungen nicht beständig, sondern neigt zur Kristallisation. Gewöhnlich wird gesagt, das lebende Protoplasma verhindere auf irgendeine unbekannte Weise, daß es zu solcher Kristallisation komme. Tatsächlich kann man auch, wenn man die Zellen abtötet, leicht erreichen, daß dieser Kristallisationsprozeß vor sich geht. Essigsäure soll ein zu diesem Behuf besonders geeignetes Tötungsmittel sein. Der Schwefel erscheint dann in Form beständiger rhombischer Pyramiden, die, u. U. die Zellhaut durchsetzend, in und an den toten Zellen oder Zellfäden sichtbar werden und durch ihr Verhalten gegen Lösungsmittel ganz sicher als Schwefelkriställchen diagnostiziert werden können.[1])

Was wissen wir nun über den Stoffwechsel dieser Schwefelbakterien mit intrazellulärem Schwefel? Zunächst hat man an Objektträgerkulturen von *Beggiatoa* und *Thiothrix*, — Reinkulturen sind noch nicht geglückt, — festgestellt, daß sie unbedingt die Oxydation des Schwefelwasserstoffs zu Schwefel und dieses zu Schwefelsäure unterhalten müssen, um leben zu können, sie sind darauf im gleichen Maße eingeschworen, wie etwa Nitroso- und Nitrobakterien auf die Nitrifikation. Hält man sie auf dem Objektträger ohne Zufuhr von Schwefelwasserstoff, so verschwindet der Schwefel aus ihren Zellen, indem er zu Schwefelsäure oxydiert wird. Schwefelfreie Fäden von *Beggiatoa* bewegen sich noch etwa 24 Stunden lang, werden dann aber inhaltsarm und sterben ab, indem ihr Protoplasma vakuolig wird. Führt man aber rechtzeitig neuen Schwefelwasserstoff zu, so treten schon nach wenigen Minuten wieder Schwefeltropfen im Zellinnern auf als Zeichen dafür, daß die vitale Oxydation wieder eingesetzt hat, und die Fäden leben munter weiter. Der tägliche Bedarf der Zellen an Schwefelwasserstoff soll das Gewicht der Zellen um das Mehrfache übertreffen. Die eben geschilderte Speicherung und Wiederauflösung des Schwefels geht bei *Thiothrix* besonders lebhaft vor sich. Diese Gattung wächst auf dem Objektträger nur dann gut, wenn man dafür sorgt, daß ihre Zellen dauernd mit Schwefel vollgestopft sind. Fragen wir nun nach der Bedeutung dieser eigenartigen Oxydationserscheinungen für den Stoffwechsel der Schwefelbakterien!

Als man zuerst ihre Befähigung zur Oxydation des Schwefelwasserstoffs entdeckt hatte, neigte man der Annahme zu, sie lebten vermittelst der Energie, die sie sich dadurch beschaffen, von einfachen Kohlenstoffverbindungen organischer Natur, wie solche sich in sehr geringen

1) Litt. bei Corsini, A., B. C. II, 1905, Bd. 14, S. 272.

Mengen auch in reinsten Schwefelwässern finden. Das Weilbacher Schwefelwasser entält z. B. 0,005 ‰ organische Substanz. Die Verbrennung des Schwefelwasserstoffs sollte eine „anorganische Atmung“ sein, bestimmt, die Energie zu liefern zum Aufbau der Zellen aus solchen einfachen Kohlenstoffverbindungen und zu sonstigen Lebensäußerungen. Man geht aber wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß diese Energie auch hier ebenso wie bei den Schwefelbakterien ohne intrazellulären Schwefel dazu dient, die Kohlensäure als Nährstoff zu verwerten, daß also auch *Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thiospirillum* und die andern mit intrazellulärem Schwefel begabten Formen autotroph sind. Das ist ganz besonders wahrscheinlich geworden seit der Entdeckung des *Thiobacterium* und seiner physiologischen Ebenbilder, deren Autotrophie aus dem Verhalten in Reinkultur bestimmt erschlossen werden kann. Nehmen wir nun einmal an, das sei sicher nachgewiesen, so bleibt es immer noch zweifelhaft, ob sie nebenher noch andere Oxydationen ausführen, durch welche organische Stoffe, die sie aus Kohlensäure gebildet haben, zerstört werden, eine Frage, die wir ja auch bei *Thiobacterium thioparum* offen lassen mußten und auch bei den Nitrifikationsbakterien nicht beantworten konnten. Solche und andere sich anschließende Fragen an der Hand von *Beggiatoa*reinkulturen zu lösen, wäre eine Aufgabe, „des Schweißes der Edlen wert“. Reinkulturen würden uns auch erst über die Frage belehren, wie die Schwefelbakterien mit intrazellulärem Schwefel ihren Stickstoffbedarf decken. Man darf vermuten, daß sie anorganische stickstoffhaltige Salze verwenden. In Schwefelwässern werden „Spuren von ammonium- und salpetersauren Salzen gefunden“. Im Bedarf an sonstigen Nährsalzen, Phosphaten, Kali- und Magnesiumsalzen usw. dürften sie wohl von andern Spaltpilzen nicht abweichen.

Wir haben nun einen Punkt noch im Zusammenhang für alle Schwefelbakterien zu erörtern. Sie sind angewiesen auf Schwefelwasserstoff (oder andere nicht mit Sauerstoff gesättigte Schwefelverbindungen) einerseits, der oxydiert werden, und auf Sauerstoff andererseits, der oxydieren soll. Schwefelwasserstoff und Sauerstoff sind nun aber zwei Gase, die nebeneinander nicht beständig sind, da sie sich zu Schwefel und Wasser umsetzen; ein dauernder Überschuß des einen verhindert die Anwesenheit des andern. So ist es denn begreiflich, daß unsere Schwefelbakterien an ihren Standorten immer die Stellen aufsuchen, an denen von der einen Seite, meist von unten zuströmend, Schwefelwasserstoff, von der andern, meist oberen Seite Sauerstoff aufeinander stoßen und sich auch ohne Bakterientätigkeit, wenngleich langsamer, vereinigen würden. So erklärt sich ohne Schwierigkeiten die Tatsache, daß jene oben (S. 473) genannten Schwefelbakterien aus dem Mittelmeer ein Niveau in einiger

Entfernung von der Oberfläche bilden. Von *Thiobacterium thioparum* hat man auch Atmungsfiguren unter dem Mikroskop studiert und gefunden, daß es Ansammlungen in einiger Entfernung vom Deckglasrand bildet, also dem „Spirillentypus" folgt. *Thiothrix*, deren Fäden festgewachsen sind, kann durch ihre beweglichen Konidien geeignete Stellen aufsuchen und hat vor nicht festgewachsenen Schwefelbakterien den Vorteil, daß sie sich auch in strömenden Schwefelwässern, an günstigen Stellen, von welchen z. B. Beggiatoen weggespült werden würden, halten kann. *Thiothrix* ist ein „exquisiter Quellenbewohner". Bei Beggiatoen, die man auf dem Objektträger untersucht, kann man sehr hübsch beobachten, wie sie sich nach der Mitte des Tropfens hinbewegen, wo viel Schwefelwasserstoff vorhanden ist, sich dort mit diesem Gas beladen, dann dem Rand des Tropfens wieder nähern, um es unter Bildung von intrazellulärem Schwefel, sodann von Schwefelsäure zu verbrennen, worauf sie wiederum Orte mit höherer Schwefelwasserstoffspannung aufsuchen.

Sehr charakteristische Niveaus, welche bestimmte Schwefelbakterien bilden, kann man — davon war früher schon die Rede (S. 319 f.) — auch beobachten, wenn man in ein Reagensglas fauligen Schlamm gibt und darüber Wasser, in dem die besagten Mikroben sich vorfinden. Von solchen Niveaus, *„Bakterienplatten"*, die sich in einiger Entfernung vom Niveau des Wassers bilden, und zwar bei reichlichem Schwefelwasserstoffgehalt näher an der Oberfläche als bei spärlichem, hängen aus Bakterien bestehende „Quästchen" nach unten, in deren Achse die Bakterien nach unten schwimmen, um an der Oberfläche der Quästchen zur Platte zurückzukehren. Die mikroskopische Untersuchung lehrt nun, daß in der nach unten gerichteten Spitze der „Quästchen" die Zellen sich mit Schwefel beladen, den sie aus dem von unten her zuströmenden Schwefelwasserstoff bilden, dann nach oben schwimmen, wo er zu Schwefelsäure oxydiert wird, die an die Außenflüssigkeit abgegeben wird, und nun beginnt der Kreislauf der Zellen von neuem. Solche komplizierten Bakterienplatten sind zuerst studiert worden an Bakterien, die isoliert wurden aus den Limanen, d. h. flachen Salzseen an den Küsten des Schwarzen Meeres, deren Grund mit einem durch Schwefeleisen geschwärzten, Schwefelwasserstoff entbindenden Schlamm bedeckt ist. Die betreffenden Bakterien sind schwach gekrümmte Stäbchen mit Befähigung zur intrazellulären Schwefelablagerung, von denen eine größere und eine kleinere Art beschrieben wird. Sie sind begeißelt und haben die Befähigung, sich gelegentlich auch festzusetzen. Wie ersichtlich, handelt es sich hierbei um Erscheinungen, die ganz analog den Bewegungen der Beggiatoen sind, die man unter dem

Deckglas beobachten kann, nur entsprechend der andern Organisation dieser Limanenbakterien verändert. — Plattenbildungen kann man ferner auch in Rohkulturen des *Thiospirillum Winogradskyi* (S. 476) beobachten. In einem Glaszylinder, in dem sich ein mit Gips und organischen Resten versetzter Schlamm unter einer 40 cm hohen Wasserschicht befand, zeigte sich nach mehrmonatlicher Versuchsdauer im untern Drittel eine aus der genannten Art bestehende Platte. Sie strebte, offenbar von Schwefelwasserstoffhunger getrieben, langsam zu Boden und verschwand im Schlamm. Rührte man diesen um, so erschien, wenn der Schlamm sich gesetzt hatte, die Platte bald wieder, um abermals allmählich nach unten zu sinken.

Somit machen die Lebensbedürfnisse der Schwefelbakterien, die wir soeben kennen gelernt haben, uns ihre Anpassungen an den freien Sauerstoff, die wir bereits früher (S. 264) beschrieben haben, verständlich. Es sind die ersten Bakterien, bei welchen man beobachtet hat, daß sie weder ganz ohne Sauerstoff leben können, — ohne solchen ersticken sie alsbald, sie können darum nicht allzuviel Schwefelwasserstoff vertragen, da dieser allen Sauerstoff des Wassers mit Beschlag belegen würden, — noch auch so hohe Sauerstoffspannung lieben, wie sie in der Atmosphäre vorhanden ist; sie gedeihen also am besten bei einem zwischen diesen beiden Werten liegenden Sauerstoffgehalt. Exakte, d. h. zahlenmäßige Angaben darüber, bei welchem Gehalt das Optimum liegt, sind aber nicht vorhanden; es kann nach dem, was wir oben gehört haben, keinem Zweifel unterliegen, daß dies Optimum mit dem Ernährungszustand wechselt.

Draußen in der Natur finden sich Schwefelbakterien zunächst überall da, wo durch Fäulnisbakterien Schwefelwasserstoff gebildet wird. Will man im Laboratorium in Rohkulturen die natürlichen Standorte derselben nachahmen, so kann man auf den Boden eines Glases faulende Wasserpflanzen (z. B. das Rhizom von der Schwanenblume) legen, Sand oder Erdboden darüber schichten und dann mit Wasser auffüllen. Auch kann man Gips hinzufügen, der in den tieferen Schichten reduziert wird, wodurch der Gehalt an Schwefelwasserstoff, d. h. Atemmaterial der Schwefelbakterien, noch gesteigert wird. Bald sammeln sich *Beggiatoa* und Genossen an der Oberfläche des Sandes an, diesen oft mit mächtigen, weißen, Spinngewebe-ähnlichen Überzügen versehend. Nicht in direkter Abhängigkeit von andern Mikroben, darum reiner und vielfach auch besonders schön ausgebildet findet man sie aber, wie schon erwähnt, in den Schwefelquellen; auch hier fallen sie dem bloßen Auge durch ihre vom Schwefelgehalt herrührende, weiße Färbung auf, und ihre Vegetationen hören in einiger Entfernung von der Austrittstelle der Quelle,

sobald sich kein Schwefelwasserstoff mehr im Wasser vorfindet, „wie abgeschnitten“ auf.

Was die Temperaturansprüche angeht, so wären wohl weitere Untersuchungen darüber, ob die verschiedenen Arten der eben genannten Schwefelbakterien in dieser Hinsicht Unterschiede zeigen, angebracht. Betrachten wir sie als eine Gesamtheit, so dürfen wir sagen, daß sie ein recht großes Temperaturintervall haben. Nicht nur in Schwefelthermen, sondern auch in 5—8 Grad kalten Schwefelwässern des Berner Oberlands finden wir Schwefelbakterienvegetationen.

Wir wollen nun anhangsweise mit einigen Worten noch eines eigenartigen Vorkommens[1]) von Bakterien gedenken, die ebensowenig wie *Thiobacterium* Schwefel in ihrem Innern ablagern und übrigens nur mit Vorbehalt zu den Schwefelbakterien (nach unserer obigen Umgrenzung dieser Bezeichnung), gerechnet werden dürfen, solange nicht genauere Untersuchungen vorliegen. Als Schwefelrasen, „Barégine“, kann man in Schwefelquellen festgewachsene Bakterienzooglöen bezeichnen, die mit Schwefel durchsetzt sind und recht beträchtliche Dimensionen annehmen können. Solche werden[1]) z. B. recht anschaulich aus japanischen Schwefelthermen beschrieben, wo sie sich in Wasser, das eine Temperatur von 51 bis 70 Grad hat, vorfinden. Es handelt sich also um thermophile Formen. Die Zooglöen stellen Zöpfe oder Stränge vor, in rasch fließendem Wasser bis 20 cm lang, von gelblicher oder weißer Färbung. Gelblich sind sie in langsam fließendem Wasser, wo der Schwefel in Form größerer Kriställchen sich an dem Bakterienschleim vorfindet, weiß in schnell strömenden Bächen, wo er sich an ihnen in Form kleinster, amorpher Partikelchen festsetzt. Solche Zöpfe finden sich in den fraglichen Thermen stets im fließenden, nie im stehenden Wasser, immer in geringer Entfernung von der Oberfläche an Stellen, zu denen noch genügende Mengen von freiem Sauerstoff dringen, also nur in seichtem Wasser am Grund festgewachsen. Die Abscheidung von Schwefel aus dem im Wasser gelösten Schwefelwasserstoff ist ein Oxydationsvorgang, von welchem in diesem Fall noch fraglich ist, ob er mit oder ohne bakterielles Zutun durch den Luftsauerstoff erfolgt. Jedenfalls hat der Bakterienschleim eine für solche Abscheidung sehr günstige Konstitution, denn mit Gelatine überzogene Fäden oder andere künstliche Nachbildungen solcher Zooglöen inkrustieren sich nur in unbedeutendem Maß mit Schwefel. Untersucht man solche Rasen mikroskopisch, so zeigen sie in dem Schleim „sensenförmige“ Bakterien, deren Zellen durchschnittlich 20 μ lang und anderthalb μ breit sind. Andere Rasen zeigen

1) Miyoshi, M., Journ. of the coll. of science 1897, Bd. 10, S. 2.

ähnliche, aber viel kleinere Zellen. Untermischt mit diesen finden sich andere Bakterien in mehr oder minder großer Zahl. Es liegt nun in der Tat die Vermutung nahe, daß diese eigenartigen, sensenförmigen Spaltpilze Schwefelbakterien sind, die den Schwefelwasserstoff des Thermalwassers zu Schwefelsäure oxydieren und sich durch diese ihre Lebenstätigkeit Betriebsenergie verschaffen. Diese Hypothese wird dadurch gestützt, daß man sie bislang außer in schwefelwasserstoffhaltigen Wässern nie gefunden hat. Wenn sie sich nur im fließenden Wasser anzusiedeln vermögen, so könnte das damit zusammenhängen, daß in diesem die bei der Oxydation entstehende Schwefelsäure schnell entführt wird, während sie sich im stehenden Wasser in schädlichem Maße ansammeln würde.

Ganz besonders eigenartig und interessant dürfte ferner eine in andern japanischen Thermen, und zwar solchen, die durch geringen Schwefelwasserstoffgehalt und starken Gehalt an freier Säure (0,24 % Schwefel- und gegen 0,1 % Salzsäure) ausgezeichnet sind, vorkommende Vegetation von Fadenbakterien sein, „deren schlanke, dünne, oft mehrere Dezimeter (?) lange, dicht mit feinem Schwefelpulver bedeckte Fäden in ruhigem oder langsam fließendem Wasser senkrecht oder etwas schräg noch oben stehen und sanfte Bewegungen mit der Stromrichtung ausführen". Die Form wird als *Leptothrix sulfurea* bezeichnet, ihre Zellen führen im Innern nie Schwefel, und erst weitere Untersuchungen können ergeben, ob es sich um Schwefelbakterien handelt. Körperform und Standort sind jedenfalls so eigenartig, daß die kurze Erwähnung derselben in diesem Zusammenhang gerechtfertigt sein dürfte.[1])

* * *

Wir schließen hier eine Besprechung der Ernährungsphysiologie der Purpurbakterien[2]) an, jener eigenartigen, schönen Bakterien, die uns mit Rücksicht auf ihre Körpergestalt, ihr Verhalten zum freien Sauerstoff, sowie ihre Reizbewegungen schon mehrfach beschäftigt haben. Wir fassen unter diesem Namen, wie wir uns erinnern, nicht etwa alle beliebigen dem bloßen Auge rot erscheinenden Bakterienansammlungen zusammen, vielmehr nur solche Arten, bei denen der Farbstoff intrazellular sich vorfindet, und zwar das gesamte Protoplasma gleichmäßig durchtränkt; er ist nicht etwa auf eine äußere Schicht der lebenden Substanz, wie man früher wohl annahm, oder gar auf besondere

1) Miyoshi, M., a. a. O. 2) Molisch, H., Die Purpurbakterien, Jena 1907, dort. Lit.; vgl. auch: Vahle, C., B. C. II, 1910, Bd. 25., S. 178.

Farbstoffträger beschränkt. In chemischer Beziehung stellt er eine Mischung aus zwei Farbstoffen vor, einem grünen Farbstoff, dem „Bakteriochlorin", und einem roten, dem „Bakteriopurpurin", die beide in spektroskopischer Beziehung gut gekennzeichnet sind. Der grüne ist vom Chlorophyll der höheren Pflanzen durchaus verschieden. Der rote kommt in mehreren, mindestens zwei, etwas verschiedenen Modifikationen vor. Wenn in der Natur die Färbung der Purpurbakterien recht verschieden ist, bald leuchtend rot, bald schmutzig violett oder bräunlich, so beruht dies zum Teil darauf, daß je nach Art und Standortsbedingungen die beiden Farbstoffe nicht im selben Verhältnis gemischt sind, zum Teil auch darauf, daß es, wie erwähnt, verschiedene Bakteriopurpurine gibt. Neben andern Faktoren beeinflußt auch der Schwefelwasserstoffgehalt des Mediums den Farbenton: bei reichlicher Zufuhr dieses Gases wird die Färbung gesättigt rot oder rot-violett.

Daß man die Wirkungsweise des Schwefelwasserstoffs auf die Färbung der Purpurbakterien untersuchte, hängt damit zusammen, daß die Purpurbakterien zum Teil gleichzeitig Schwefelbakterien, und zwar mit intrazellulärem Schwefel sind. Früher hielt man sogar alle Purpurbakterien oder doch die meisten für Schwefelbakterien, bzw. rechnete solche, die keinen intrazellulären Schwefel abzulagern vermögen, nicht zu ihnen, heutigen Tages aber stellt man zu den Purpurbakterien alle diejenigen Formen, welche durch den Besitz des charakteristischen, oben gekennzeichneten Farbstoffs ausgezeichnet sind, und unterscheidet demgemäß schwefelführende von schwefelfreien Purpurbakterien, Thiorhodobakteriazeen von Athiorhodobakteriazeen.

In den Zellen mancher Purpurbakterien hat man nun noch eigenartige Einschlüsse gefunden, denen wir bei andern Bakterien nicht begegnen, sogenannte *Airosomen* oder Schwebekörperchen. Die große stäbchenförmige, von einer Schleimhülle oder auch in andern Entwicklungsstadien schleimhüllenfreie und dann bewegliche Purpurbakterie *Rhodocapsa suspensa* aus der Adria zeigt unter gewissen Verhältnissen diese Schwebekörperchen als eigentümliche, stark lichtbrechende Körperchen von „unregelmäßiger Form und rötlicher Farbe, die den Plasmaleib wie gekammert und bizarr zerklüftet erscheinen lassen". Diese Körperchen besitzen ein sehr geringes spezifisches Gewicht und bedingen offenbar die Fähigkeit dieser Form, sich schwebend als sogenannte Wasserblüte zu erhalten. Entfernt man die Airosomen, was z. B. durch Druck erfolgen kann, so verlieren die Zellen ihre Schwebefähigkeit.

Auch *Rhodothece pendens* (Abb. 93) ist durch den Besitz von Airosomen und gleichzeitig durch Schwebefähigkeit ausgezeichnet. Die Airosomen können gemeinsam mit Schwefeltröpfchen in den Zellen vor-

kommen. Sie sind übrigens noch problematische, in stofflicher Beziehung recht unbekannte Dinge, die man auch bei andern Wasserblütebildenden Pflanzen nachgewiesen und dort vielfach als Gasvakuolen gedeutet hat.

Die Purpurbakterien leben in Teichen, Sümpfen, Brackwassergräben, Meerwasser in Küstennähe und bilden oft mächtige, dem bloßen Auge auffallende rote Ansammlungen, stets an gut beleuchteten Stellen.

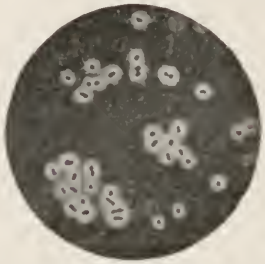


Abb. 93.
Rhodothece pendens, lebend in Tusche. (Vergr. ca. 470.) Nach Molisch.

Eine besonders häufig erwähnte Art andererseits, *Spirillum rubrum*, wurde aus einer toten Maus isoliert. Man kann sich Purpurbakterien leicht verschaffen, wenn man organische Stoffe, Heu, Tiere, ein Ei, Knochen usw., unter einer hohen Wasserschicht bei Lichtzutritt faulen läßt. Sie entwickeln sich zumal dann kräftig, wenn man den Versuch im Frühjahr oder Sommer ansetzt. Es empfiehlt sich, durch Überschichten des Wassers mit Öl den Luftzutritt einzuschränken. Was die Reinkultur anlangt, so ist *Sp. rubrum* schon lange in solcher erhalten und weiter gezüchtet worden. Sie gelingt auch bei andern, wenigstens bei schwefelfreien Formen, wie neuere Versuche gezeigt haben, unschwer dann, wenn man Agar, dem man Nährsalze, Pepton und ein Kohlehydrat oder Glyzerin zusetzt, verwendet. Je nachdem das Sauerstoffbedürfnis größer oder kleiner ist, erscheinen die roten Kolonien höher oder tiefer im Agar. Behufs längerer mikroskopischer Beobachtung kann man sich auch Kulturen unter dem Deckglas anlegen, dessen Rand man am besten mit venetianischem Terpentin luftdicht verkittet.

Da nun die Purpurbakterien, wenigstens soweit man sie bisher in Reinkultur untersuchte, ohne organische Stoffe nicht gedeihen können, sind sie gewöhnliche, saprophytische Bakterien. Früher war häufig der Gedanke erwogen worden, ob wohl der Farbstoff dieselbe Rolle wie das Chlorophyll spiele, ob also am Licht Sauerstoff ausgeschieden, Kohlensäure reduziert und zum Aufbau der Zellen verwendet würde. Doch zeigte sich, daß alle Purpurbakterien, die man untersuchte, im Licht keine Spur von Sauerstoff ausscheiden und daß sie zudem, wie eben ausgeführt, organischer Stoffe bedürfen, d. h. von Kohlensäure nicht leben können. Weiter hat sich gezeigt, daß in vielen Fällen, z. B. bei der Reinzucht auf gallertigen Böden, das Licht zum Wachstum nicht unbedingt nötig ist, förderlich ist es jedoch immer. Versuche, Purpurbakterien in flüssigen Nährböden ohne Lichtzutritt zu züchten, bleiben häufig ohne Erfolg, und

in Rohkulturen, wie man sie durch Ansetzen von Heuinfus o. ä. erzielen kann, ist Belichtung fast unerläßlich, um gutes Wachstum zu erzielen. Nur in seltenen Fällen, so wird angegeben, können auch Rohkulturen im Dunkeln gedeihen. Die Vermutung, daß hierbei Wärmestrahlen das Wachstum ermöglichen, ist vielleicht zu Recht ausgesprochen worden, und es darf möglicherweise gesagt werden, daß auch in jenen andern Fällen, in welchen Reinkulturen im Dunkeln gedeihen, strahlende Wärme das Licht ersetzen mag. Sahen wir doch oben bei Behandlung der Reizbewegungen, daß Purpurbakterien auf ultrarote Wärmestrahlen besonders intensiv reagieren.

Mag nun diese Vermutung das Richtige treffen oder nicht, welche Rolle die strahlende Energie im Stoffwechsel der Purpurbakterien spielt, wissen wir nicht. Doch ist das Nächstliegende anzunehmen, daß sie zu Zwecken der Synthese verwendet wird. Wie grüne Pflanzen das Licht benutzen zur Reduktion der Kohlensäure, so können vielleicht die Purpurbakterien strahlende Energie zum Aufbau ihrer Zellen aus anderweitigen Stoffen verwerten.

Ein Punkt muß aber hier noch besonders betont werden: Was eben über die Ernährungsweise der Purpurbakterien ausgeführt wurde, ist bis jetzt erst an den Reinkulturen einiger stets schwefelfreier Arten nachgewiesen worden, z. B. des *Rhodobacterium palustre*, einer Form des süßen Wassers, sowie des *Rhodobacterium capsulatum*, das aus der See stammt. Wie verhalten sich nun die roten Schwefelbakterien?

Die Kenntnisse über deren Stoffwechsel sind ganz unbefriedigend. In dieser Hinsicht weiß man nur soviel, daß ein großes, aus dem Meer stammendes *Chromatium* nicht ohne Pepton, oder allgemeiner gesagt, organische Stoffe gedeihen kann, somit gleichfalls heterotroph ist. Denn es gedeiht trefflich auf Agar oder Gelatine, die 1 % Pepton und ½ % Dextrin enthalten. Reinkulturen von diesem *Chromatium* sind freilich noch nicht geglückt. Über den Schwefelstoffwechsel der roten Schwefelbakterien ist im wesentlichen nur dasselbe bekannt wie über den der farblosen Schwefelbakterien. Bei Zufuhr von Schwefelwasserstoff verarbeiten sie diesen zu Schwefel, der von ihnen dann weiter zu Schwefelsäure oxydiert wird. Daß diese Verbrennungserscheinung im Stoffwechsel bedeutsam ist, daran ist natürlich nicht zu zweifeln, ob sie aber wie für *Beggiatoa* eine conditio sine qua non für das Leben ist, darüber ist viel diskutiert worden. Die eben genannten Erfahrungen mit *Chromatium* deuten daraufhin, daß das nicht der Fall ist, und daß die Schwefelverbrennung ein fakultativer Vorgang ist. Doch wollen wir nicht vergessen, daß das letzte Wort in diesen Fragen ganz gewiß noch nicht gesprochen ist. Zumal wäre noch zu untersuchen, ob vielleicht bei Schwefel-

wasserstoffzufuhr autotrophes Leben der roten Schwefelbakterien möglich ist.

Über die sehr verschiedenartigen Beziehungen der Purpurbakterien zum freien Sauerstoff vergl. S. 322. Die Kardinalpunkte der Sauerstoffkonzentration sind bisher nur für *Spirillum rubrum* ermittelt (S. 268). Die Reizbewegungen der Purpurbakterien behandelt Kap. XI.

Wir geben an dieser Stelle endlich noch die neueste systematische Übersicht über die Purpurbakterien[1]) wieder:

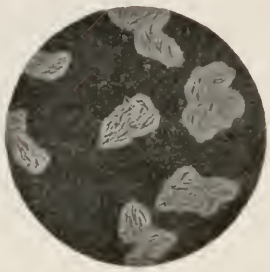


Abb. 94.
Rhodocystis gelatinosa,
Lebende Kolonien in Tusche liegend, um den Schleimhof zu zeigen.
(Vergr. ca. 280.)

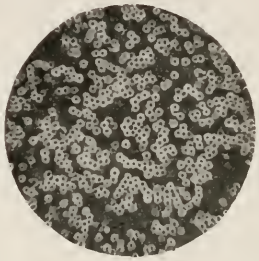


Abb. 95.
Rhodococcus capsulatus,
lebend in Tusche, um den Schleimhof zu zeigen.
(Vergr. ca. 400.)

Nach Molisch.

1. Zellen besitzen die Fähigkeit, Schwefel intrazellulär abzulagern: *Thiorhodaceae.*
   a) Zellen zu Familien vereinigt.
      A) Teilung der Zellen nach 3 Richtungen des Raums: *Thiocapsaceae.*
      B) Teilung der Zellen zuerst nach 3, dann nach 2 Richtungen des Raums: *Lamprocystaceae.*
      C) Teilung der Zellen nach 2 Richtungen des Raums: *Thiopediaceae.*
      D) Teilung der Zellen nach einer Richtung des Raums: *Amoebobacteriaceae.*
   b) Zellen frei.
      A) Zellen zeitlebens schwärmfähig: *Chromatiaceae.*

1) Nach Molisch, H., a. a. O. (Die Molischsche Gattung *Rhodobacillus*, die bewegliche Arten umfaßt, ist oben auf Grund unserer (Kap. IX S. 192) Umgrenzung von *Bacillus* mit *Rhodobacterium* vereinigt, — mit welchem Recht, muß sich später zeigen.)

B) Zellen nicht oder nicht zeitlebens schwärmfähig: *Rhodocapsaceae.*

2. Zellen besitzen nicht die Fähigkeit, Schwefel im Zellinhalt abzulagern: *Athiorhodaceae.*

a) Zellen zu Familien vereint.

A) Zellen stäbchenförmig, zu vielen in gemeinsame Schleimhülle eingebettet: *Rhodocystis* (Abb. 94).

B) Zellen rund oder Kurzstäbchen, perlschnurartig aneinandergereiht, jeder Faden von einer Schleimhülle umgeben: *Rhodonostoc.*

b) Zellen frei.

A) Zellen kugelig, unbeweglich: *Rhodococcus* (Abb. 95).

B) Zellen geradstäbig, beweglich oder unbeweglich: *Rhodobacterium.*

C) Zellen bohnenförmig, mit endständiger Geißel: *Rhodovibrio.*

D) Zellen schraubig gekrümmt mit endständiger Geißel oder Geißelbüschel: *Rhodospirillum.*

* * *

Wir schreiten nunmehr zu einer Besprechung der Eisenbakterien,[1]) Formen, die gleichfalls in morphologischer wie physiologischer Beziehung sehr interessant und viel umstritten sind. Wir schicken voraus, daß es sich um Spaltpilze handelt, deren Gallerthüllen (Kapseln) oder Scheiden mindestens in bestimmten Entwicklungsstadien durch Einlagerung von Eisenhydroxyd oder Manganhydroxyd oder beiden Stoffen rotbraun gefärbt erscheinen und die in größeren Ansammlungen bereits dem bloßen Auge auffallen. Einigen Arten fehlt eine Scheide oder andere Außenhülle der Zellen. Ob hier die Inkrustation mit Eisen oder Mangan durch Imprägnierung der Zellwand selbst erfolgt oder ob Auflagerung auf diese stattfindet, geht aus den Literaturangaben nicht mit Bestimmtheit hervor.

Wir beginnen mit der Besprechung der Morphologie. Während man früher nur fädige, umscheidete Eisenbakterien kannte, ist ganz neuerdings auch eine Gattung von Kapseleisenbakterien beschrieben worden, *Siderocapsa.*

Ihre Arten überziehen die submersen Teile der verschiedensten Wasserpflanzen in der Form von Eisenoxydinseln, welche heranwachsen und zu ockerigen Krusten verschmelzen. Die Wasserpflanzen kön-

1) Molisch, H., Die Eisenbakterien, Jena 1910. Dort. Litt.

nen dadurch vollkommen braun gefärbt erscheinen. In jenen Krusten liegen runde helle Höfe und innerhalb dieser die Bakterienzellen selbst in Form von Zooglöen. Hiernach sind nur die peripheren Teile der Gallerthüllen mit Eisen inkrustiert, die unmittelbar um die lebenden Zellen herum liegenden aber nicht, und darum farblos. Man kann zwei Arten unterscheiden, *S. Treubii*, bei welcher Art jede Kapsel nur 1—8 Zellen enthält; der Durchmesser des Eisenoxydhofes schwankt zwischen 5 und 18 μ, der des inneren Hofes zwischen 2 und 4 μ. Die darin liegenden kokkenförmigen Zellen sind ganz außerordentlich klein. Bei der andern Art, *S. major*, liegen 1—100 Zellen in jeder Zooglöa, und der Eisenoxydhof hat einen Durchmesser von 5—28 μ. Die Zellen werden als Kurzstäbchen beschrieben. Beide Arten sollen ganz ungemein verbreitet sein.

Die von allen Forschern als wichtigste Form unter den Eisenbakterien bezeichnete ist *Leptothrix ochracea*, die „Ockerbakterie". Es handelt sich um ein mit Scheide versehenes Fadenbakterium mit dünnen, stäbchenförmigen Zellen. Im Jugendzustand ist die Scheide dünn und farblos, später aber wird sie infolge von Eisenoxydspeicherung dick und braun und erreicht den mehrfachen Durchmesser der Zellen. Sitzt der Faden fest, so ist die Scheide an der Basis ziemlich mächtig und wird nach oben dünner, die Zellen an der Spitze werden als scheidenlos geschildert. Vielfach werden aber auch nicht festgewachsene Fäden der *Leptothrix* beschrieben, aus deren Scheide beiderseits der eigentliche Zellfaden mehr oder minder weit hervorragt. Die Art bildet bewegliche Schwärmzellen, die sich ablösen, sich „gewöhnlich" nach einiger Zeit wieder festsetzen und zu neuen Fäden heranwachsen. Auch setzen sich die Schwärmer sehr häufig außen an die Fäden an, und wenn sie dann auswachsen, so wird Verzweigung vorgetäuscht. Außerdem soll in sehr seltenen Fällen gleitende Verzweigung nachweisbar sein. Entleerte Scheiden sind als leere Röhren häufig an den Standorten der *Leptothrix* anzutreffen, oft besteht die ganze Vegetation aus leeren ockerfarbigen Scheiden, denen die lebenden Fäden, die aus ersteren herausgeglitten sind, als kurze Endglieder aufsitzen.

Leptothrix ist wie gesagt sehr verbreitet. In Wassergräben, die moorige Wiesen durchschneiden, im Bett von Flüssen mit weichem, moorigem Wasser, in Wasserleitungsröhren, die schlecht filtriertes, weiches Wasser führen, in Eisenwässern usw. — Aus verschiedenen Gegenden Österreichs wird noch eine zweite Art, *L. sideropous*, beschrieben, ausgezeichnet durch eine 6—30 μ im Durchmesser haltende Haftscheibe, aus deren Mitte sich der mit dünner, aber leicht nachweisbarer Scheide versehene, stets unverzweigte, bis 600 μ lange, etwa 0,6 μ dicke Zellfaden erhebt.

Die Zellen sind stäbchenförmig, Haftscheibe wie Scheide der basalen Zellen speichern Eisen.

Dies ist der Niederschlag der meisten Untersuchungen der „Ockerbakterie". Es dürfte sich also um normalerweise festsitzende Formen handeln, die gelegentlich auch, wenn sie von dem Substrat losgerissen werden weiter vegetieren können, wie das ja auch für Algen bekannt ist. Wir müssen aber darauf hinweisen, daß *Leptothrix* neuerdings auch ganz anders beschrieben wird,[1]) nämlich als beiderseits freier Faden, der im jugendlichen Zustand abgerundete Enden hat. Im Innern läßt sich keine Gliederung in Zellen nachweisen. Von Zeit zu Zeit teilt sich der Faden in Stücke von ungleicher Länge, indem innen an den Längswänden ringförmige Verdickungen auftreten und dann die Fäden an diesen Stellen auseinanderfallen. Die Längswand ist an jugendlichen Fäden farblos, an älteren mit Eisenhydroxyd inkrustiert. Höchst auffallend ist die Konidienbildung: Auf der Längswand sollen warzenförmige Erhebungen heraussprossen, die sich strecken, eiförmig werden, um sich dann abzuschnüren und neue Fäden zu bilden. Häufig sind diese Konidien in so großer Menge vorhanden, daß die Längswände ganz mit zitzenförmigen Anhängen bedeckt sind. Bei der Keimung dieser Konidien reißt die Membran, und der Inhalt wird entlassen, um zu Fäden heranzuwachsen. Die Breite der Fäden schwankt zwischen anderthalb und 2 μ; sind die Fäden stark mit Eisen inkrustiert, so kann die Dicke mehr als 3 μ betragen. Die Konidien sind 1 μ breit und beinahe doppelt so lang. Nicht selten krümmen sich die Fäden mehr oder minder regelmäßig zu Spiralen und werden dann auch als besondere Gattung *Spirosoma ferrugineum* beschrieben. Es leuchtet ein, daß diese Form von der *Leptothrix ochracea*, wie sie oben beschrieben worden ist, ganz außerordentlich abweicht. Ich möchte für den Fall, daß die Richtigkeit der Beschreibung sich auch späterhin bestätigen sollte, — was vorläufig recht zweifelhaft erscheinen muß — den Namen *Conidiothrix* für sie vorschlagen. Zunächst wird man sich des Verdachts nicht erwehren können, daß jene „aussprossenden" Konidien äußerlich festgesetzte Schwärmer sind und daß die Gliederung der Fäden in Zellen übersehen worden ist.

Es folgt *Gallionella ferruginea*. Diese Art kommt untermischt mit andern Eisenbakterien, z. B. *Leptothrix*, nicht selten vor. Schier in Reinkultur konnte sie beobachtet werden auf Rostbrocken, die aus Wasserleitungsröhren zutage befördet wurden und auf deren Innenwand sie einen orangeroten Überzug bildete. Solch ein Überzug kann im Lauf von 30 Jahren eine Dicke von 3 cm erreichen.[2]) Auch in hygienischer

1) Ellis, D., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 502, und 1910, Bd. 26, S. 321.
2) Schorler, B., B. C. II, 1905, Bd. 15, S. 564.

Beziehung ist *Gallionella* von einiger Bedeutung, da sie in Eisenquellen häufig ist, so auch in die mit Eisenwässern gefüllten Flaschen gelangt und deren Inhalt verderben kann. Es ist diejenige Form der Eisenbakterien, die vor langer Zeit zuerst in Raseneisenerzlagern gefunden, damals allerdings zu den Kieselalgen gerechnet wurde. Ihre Form hat man sehr anschaulich beschrieben als die einer Haarnadel, die man schraubenförmig tordiert hat (Abb. 96). Die Fäden pflegen noch dünner zu sein als bei *Leptothrix*, die Windungen bald enge, bald locker. Eine von der Zellwand deutlich zu unterscheidende Scheide fehlt, ja es scheint sogar schwer zu sein, eine distinkte Zellhaut nachzuweisen. Auch eine Gliederung in Zellen ist nicht zu beobachten. Von besonderen Verbreitungsorganen werden von einem Autor auch bei dieser Gattung auf der Außenseite warzenförmig hervorsprossende Konidien angegeben. Sollte sich das bestätigen, so hätte *Gallionella* viel Ähnlichkeit mit *Conidiothrix*, zumal auch die Gliederung in Zellen fortfällt.

Abb. 96. *Gallionella ferruginea.* (Vergr. 1200.) Nach Migula.

Es schließt sich an *Spirophyllum ferrugineum.*[1]) Der Körper stellt ein abgeflachtes, schraubig um seine Längsachse gewundenes Blatt dar, und ist bis 6 μ breit, bis 200 μ oder mehr lang. Konidienbildung wird ebenso wie bei *Gallionella* angegeben. Vermehrung durch Teilung konnte bislang nicht beobachtet werden. Diese Form wurde zuerst in Schottland am Grund eisenhaltiger Wasserläufe nachgewiesen. Endlich ist noch zu erwähnen das sog. *Nodophyllum ferrugineum.*[2]) Reiht man Emser Pastillen derart aneinander, daß die Längsachsen eine Gerade bilden, aber jede folgende Pastille um einen rechten Winkel gedreht ist, so hat man ein Modell dieser seltsamen Form. Zellteilungen wurden nicht beobachtet, die Eiseneinlagerung soll schwach sein.

Weitaus befriedigender als die letztgenannten zum Teile recht problematischen Formen sind nun beschrieben die Gattungen *Crenothrix* und *Clonothrix*.

Crenothrix polyspora, der Brunnenfaden, ist zumal dadurch bekannt, daß er durch seine gewaltigen Wucherungen in Wasserwerken lästig fallen kann, wenn man nicht für rechtzeitige Entfernung aus den infi-

1) Ellis, D., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 502.

2) Ellis, D., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 321. Vgl. auch Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 311.

zierten Brunnen- oder Rohrleitungen sorgt. Es ist eine festsitzende Eisenbakterie, die z. B. am Grund von Brunnen als lockerer, fast wolligzottiger bis 3 mm dicker Schlamm von gelber bis graubrauner oder fast dunkelbrauner, ja schwarzer Farbe wuchert. Ihre aus stäbchen- oder scheibenförmigen Zellen bestehenden Fäden sind umscheidet, unverzweigt, und werden nach dem freien Ende hin dicker. Hier bilden sich die Konidien, die durch Längs- und Querteilung der Fadenzellen entstehen und als runde oder gestreckte Zellen aus der am Ende offenen Scheide austreten. Die Größe der Konidien kann am selben Faden schwanken. Der Durchmesser der runden beträgt zwischen 2 und 4 μ, die Länge der zylindrischen kann reichlich 7 μ betragen. Junge Fäden sehen farblos aus und enthalten in ihren Scheiden nur wenig Eisen, ältere Fäden, die bei Betrachtung mit bloßem Auge gelbe Massen bilden, haben viel Eisen- oder Manganhydroxyd in ihren Scheiden eingelagert, und das ist in noch höherem Grad der Fall, wenn die Vegetationen dem bloßem Auge dunkel, fast schwarz erscheinen. Meist handelt es sich dann allerdings nicht mehr um lebende Fäden, sondern um tode Scheiden. In andern Fällen, so finden wir angegeben, bleiben die Scheiden ganz ohne mineralische Einlagerung und sitzen dann gelatinösen Eisenoxydhydratbröckchen auf. Die Zeit der üppigsten Vermehrung und Konidienbildung ist bei uns das Frühjahr. Zu andern Jahreszeiten trifft man Fäden mit dicken, stark inkrustierten Scheiden und hat solche auch als Dauerformen unseres Spaltpilzes angesprochen. *Crenothrix* scheint eine Pflanze zu sein, die in Flüssen lebt und zu Zeiten hohen Wasserstandes sich in die Brunnen und Wasserwerke einschleicht, um sich da lebhaft zu vermehren. Wenigstens konnte sie im Elbgebiet stets nur in solchen Brunnen nachgewiesen werden, die im Überschwemmungsbereich der Elbe liegen, nicht aber in andern, die aus von den Höhen kommenden Wasserläufen gespeist werden.

Endlich die Gattung *Clonothrix*[1]); sie ist verzweigt im Gegensatz zu *Crenothrix*. Ihre Zellfäden zeigen gleitende Verzweigung, nach dem freien Ende hin verjügen sie sich, an der Basis können sie samt Scheiden 5—7, an der Spitze 2 μ Durchmesser aufweisen. Die Zellen sind wie bei *Crenothrix* stab- oder scheibenförmig. 2 μ auf 2, 6—8, ja sogar 20 μ werden als Maße angegeben. Sie können auch Längsteilung eingehen; so entstehen kleine rundliche Konidien, die wie bei *Crenothrix* Eigenbewegung nicht besitzen. Die Scheide ist an älteren Fäden dick und eisen- oder manganhaltig. *Clonothrix fusca* ist eine oft mit *Crenothrix* vergesellschaftete Art, die zuerst in sächsischen Wasserwerken beobachtet wurde.

1) Schorler, B., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 681.

Auch die uns schon gut bekannte *Cladothrix dichotoma* wird mancherseits für ein Eisenbakterium gehalten, die Eisenspeicherung ist aber niemals beträchtlich, so daß kein Grund vorliegt, sie hierher zu rechnen.

Versuchen wir, das Gesagte in wenigen Worten zusammenfassend, nun noch einen Überblick über die Eisenbakterien zu geben.

1. Kapselbakterien. *Siderocapsa.*
2. Fadenförmige Bakterien.
   A) Gliederung des Fadens in Zellen nicht nachweisbar, Scheide fehlt, Konidien bilden sich durch Aussprossung auf den Längswänden, *Conidiothrix, Gallionella, Spirophyllum, Nodophyllum.* Die einzige hierhergehörige Form, die bei allerbescheidensten Ansprüchen in morphologischer Hinsicht einigermaßen genügend bekannt ist, ist *Gallionella.*
   B) Umscheidete Zellfäden.
      a) Unverzweigt: *Leptothrix* mit beweglichen Schwärmern. *Crenothrix* mit Konidien, ohne Eigenbewegung.
      b) Verzweigt: *Clonothrix* mit gleitender Verzweigung, mit nach oben sich verjüngenden Fäden und mit Konidien ohne Eigenbewegung.

Wie kommen nun die Ablagerungen von Eisen- oder Manganhydroxyd in den Scheiden, Gallerthüllen und auf den Zellwänden dieser Spaltpilze zuwege, und hat dieser Vorgang irgendwelche Bedeutung für diese Wesen?

Vergegenwärtigen wir uns erst in ganz allgemeinen Zügen den Kreislauf des Eisens, soweit er für uns in Betracht kommt: In eisenhaltigen Wässern findet sich das Eisen zum Teil in Form von kohlensaurem Eisenoxydul gelöst. Dies Salz oxydiert sich sehr leicht an der Luft, es entsteht Eisenhydroxyd, das sich bald ausscheidet und zum großen Teil zu Boden sinkt, dort jene braunen Überzüge bildend, die man am Grund von Wiesenbächen usw. jederzeit beobachten kann. Auch an der Oberfläche solcher Wässer schwimmt fast immer ein Häutchen, das hauptsächlich aus oxydierten Eisenverbindungen besteht. Gelangt dieses Eisenoxyd auf die eine oder andere Weise in die Tiefe, so wird es leicht durch Produkte, die bei der Fäulnis oder bei analogen bakteriellen Vorgängen, z. B. bei der Vergärung der Zellulose entstehen, reduziert, nun durch das kohlensäurehaltige Wasser wiederum als kohlensaures Eisenoxydul gelöst, um sodann wieder bei Luftzutritt der Oxydation zu verfallen.

Diese Oxydation verläuft nun zweifellos jederzeit auch ohne das Eingreifen von Bakterien oder anderen Wesen. Finden sich aber in

Eisenwässern Eisenbakterien, was fast stets der Fall ist, so speichern diese das entstehende Eisenoxyd in ihren Scheiden, und wie das zustande kommt, darüber herrscht zwischen den verschiedenen Forschern keine Einigkeit. Die einen sprechen die Meinung aus, es handele sich um einen Vorgang, der mit dem Leben gar nichts zu tun habe und zu vergleichen sei der Einlagerung beliebiger Stoffe in tote Gallertmassen. Gegen diese Meinung spricht nun die Beobachtung, daß man aus den mit Eisenhydroxyd durchsetzten Scheiden der Eisenbakterien, ohne diese zu töten, mittels kohlensäurehaltigen Wassers das Eisen herauslösen kann und nunmehr beobachtet, daß sich beim Wiedereinbringen derartiger, eisenfrei gemachter Fäden in Wasser, welches kohlensaures Eisenoxydul enthält, nur an den Stellen der Scheide, wo lebende Zellen sich befinden, wiederum Eisenhydroxyd abgelagert wird. Das spricht entschieden dafür, daß das lebendige Protoplasma irgendwie beteiligt ist an der Oxydation des Oxyduls und folgenden Ablagerung des Oxyds. So nehmen andere Forscher an, daß es sich um einen insofern vitalen Vorgang handle, als das lebende Protoplasma die Substanz der Scheiden in einer derartigen physikalisch-chemischen Beschaffenheit erhalte, daß sie zur Ablagerung und Speicherung des Oxyds befähigt ist. Mit dem Absterben soll die fragliche Beschaffenheit der Scheiden verloren gehen. Die Oxydation selbst soll unabhängig von der Zelle durch den Sauerstoff des Wassers erfolgen, das Oxyd aber im Moment seiner Bildung oder gleich nach seiner Bildung in den Scheiden abgelagert werden. Weiter wird ausgeführt, daß in biologischer Hinsicht der Vorgang eine ähnliche Bedeutung haben könne wie etwa die Einlagerung von Kieselsäure in die Zellwände der Gräser, d. h. als Festigungsmittel in Betracht kommen. Mit der Ernährung, Assimilation oder Dissimilation soll aber die Eiseneinlagerung nichts zu tun haben, die Eisenbakterien sollen sich ernähren von organischen Verbindungen und Mineralsalzen, wie sie in jedem mehr oder minder verunreinigten Wasser vorkommen, sie sollen also gewöhnliche saprophytische Wasserbakterien sein.

Die dritte Anschauung besagt folgendes: Die Eisenbakterien nehmen das im Wasser ihrer Standorte gelöste Eisenoxydul auf, und zwar durch ihre Scheiden hindurch ins Innere der Zellen, und hier, im lebenden Protoplasma, wird es oxydiert. Das Oxydationsprodukt wird dann nach außen abgegeben, um sich in den Scheiden oder auf der Zellwand abzulagern. Es soll sich also hierbei um eine echt vitale Oxydation, einen Dissimilationsvorgang handeln, bei welchem mineralische Stoffe veratmet werden, und zwar einen Vorgang, der für das Leben der Eisenbakterien unerläßlich ist und diesen die erforderliche Betriebsenergie spendet. Hiernach hätten die Eisenbakterien die Fähigkeit, die fragliche Oxyda-

tion, die auch rein chemisch erfolgt, durch vitale Kräfe zu beschleunigen und zu verwerten. Wer sich dieser Meinung anschließt, wird sich der weiteren Hypothese kaum entziehen können, daß die Energie in gleicher Weise verwendet wird wie etwa die bei der Verbrennung des Ammoniums frei werdende Energie seitens der Nitrifikationserreger, nämlich zur Assimilation der Kohlensäure. Danach wären die Eisenbakterien ganz besonders interessante, autotrophe Wesen. Diese Meinung stützt sich nicht auf das Ergebnis von Reinkulturen, sondern nur darauf, daß es bei Beobachtung von Objektträgerkulturen den Anschein hatte, als verhungerten die Eisenbakterien (*Leptothrix ochracea*) ohne Zufuhr von Eisenoxydulverbindungen, ferner auf die oben schon erwähnte Eigentümlichkeit, daß die Scheiden nur in der Nähe von lebenden Zellen Eisenoxyd speichern, wenn man es vorher durch Kohlensäure weggelöst hatte.

Diese Anschauung, nach der die Eisenbakterien autotroph leben, ist nun aber durch neuere Versuchsergebnisse zum mindesten stark erschüttert worden. Ein älteres Rezept zur Beschaffung von Eisenbakterien in Rohkulturen lautet: Man koche mazeriertes Heu mit Wasser aus, füge etwas Eisenhydroxyd hinzu und fülle das Gefäß mit Brunnenwasser auf; bald zeigt sich Gasentwicklung, das Eisenoxyd am Boden des Gefäßes wird durch Gärungsvorgänge reduziert, und nunmehr entwickelt sich oben im Niveau des Wassers eine Vegetation von Eisenbakterien, die das Eisen wiederum oxydieren. Nun hat sich aber gezeigt, daß man denselben Erfolg auch ohne Zugabe von Eisenhydroxyd erreicht. Die Eisenbakterien wachsen dann ebenfalls üppig und zeigen keine bedeutende Einlagerung von Eisenoxyd in ihren Scheiden. Wenn sie überhaupt Eisen nötig haben, so können sie es in diesem Falle höchstens aus dem Heu oder aus dem Brunnenwasser in verhältnismäßig geringer Menge beziehen. Neuerdings sind nun auch Reinkulturen von *Leptothrix* gelungen: Es zeigte sich, daß Manganpepton, ein als „Tonicum und Nutritivum" bei Anämie gebrauchtes Präparat, eine sehr gute Nahrung für das genannte Eisenbakterium ist. Lösungen, die dasselbe enthalten, kann man zunächst an Eisenbakterien anreichern und diese dann mittels Manganpeptongelatine in üblicher Weise isolieren. Ihre Kolonien sind anfangs farblos, später braun oder rostrot, da die Manganverbindung zu Manganoxyd oxydiert wird, das sich ablagert, und zwar je nach den Bedingungen in den Scheiden, oder in Form brauner Kügelchen in der Nähe derselben. Überführt man nun die reingezüchtete *Leptothrix* in peptonhaltiges Leitungswasser, so gedeiht sie auch in dieser Lösung ohne weiteren Zusatz von Eisen oder Mangan üppig, und wenn sie hier auch nicht gänzlich ohne Eisen wächst, da solches sowohl im Pepton als auch im Leitungswasser vorkommt, so ist sie doch bestenfalls auf ge-

ringe Mengen angewiesen, wächst ohne wesentliche Eisen- oder Manganeinlagerung in ihre Scheiden und ist unter diesen Bedingungen vollkommen farblos. Hieraus hat man geschlossen, daß Eisenoxydulsalze (bzw. Manganoxydulsalze) keine notwendigen Stoffe für die Eisenbakterien sind, sie leben heterotroph, und ihre Eigenart ist eben nur die, daß ihre Gallerten und Scheiden ein auffallend großes Speicherungsvermögen für Eisen und Manganoxyd aufweisen. Durch diese Erfahrungen ist also festgestellt, daß die Eisenbakterien, richtiger, daß ein Eisenbakterium, *Leptothrix ochracea*, auch ohne daß es Eisen- oder Manganverbindungen zu oxydieren in der Lage ist, gut gedeiht; Versuche mit Nährstoffen, welche leichter ganz rein darstellbar sind als Pepton, wären allerdings erwünscht.

Ist nun mit dieser Beobachtung die Oxydation von Eisen oder Manganoxydul definitiv ihrer Eigentümlichkeit als biologisch wichtiger Oxydationsvorgang entkleidet? Das scheint noch nicht erwiesen. Auch in Reinkulturen soll nämlich Manganpepton und wohl auch analoge Mangan- oder Eisenverbindungen für *Leptothrix* besonders vorteilhaft sein, so daß deren Oxydation, vielleicht neben anderen Dissimilationsprozessen, doch wohl auch als ein Betriebsenergie liefernder Vorgang in Frage kommen könnte, ein Vorgang, der zwar für unsere Form nicht obligatorisch ist, ohne besonderen Schaden auch ganz unterbleiben kann, aber doch vorteilhaft ist, falls die äußeren Bedingungen seine Durchführung gestatten. Den Vorteil, den anerkannterweise Eisen- oder Manganverbindungen in Rohkulturen bieten, kann man ja allerdings auch darauf zurückführen, daß die Eisenbakterien solche Verbindungen in größerer Menge gut vertragen als andere Formen und darum in der Konkurrenz obsiegen; die günstige Wirkung der genannten Stoffe in Reinkultur fordert aber eine andere Erklärung, die wir eben zu geben versuchten. Wir haben ja auch sonst Beispiele dafür, daß notorisch Energie-spendende Oxydationen, welche autotrophe Bakterien unterhalten nicht obligat sind: Die Wasserstoff-oxydierenden Bakterien können auch als ganz gewöhnliche Heterotrophe leben, falls ihnen Wasserstoff mangelt und sie somit aus dessen Verbrennung keine Energie schöpfen können.

Wie der Stoffwechsel anderer, noch nicht in Reinkultur untersuchter Eisenbakterien verläuft, müssen erst weitere Versuche zeigen. Bei dem gewaltigen Interesse, das sich an den sicheren Nachweis einer in energetischer Beziehung verwertbaren Oxydation von Eisen- oder Manganoxydul knüpfen würde, wird man es uns verzeihen, wenn wir für einen Augenblick aus der Rolle des nüchternen Berichterstatters herausfallend die Hoffnung aussprechen, daß es der Wissenschaft der Zukunft gelingen möge, autotrophe Eisenbakterien kennen zu lehren.

Aus der Beobachtung in freier Natur, das sei noch hinzugefügt, kann man den Stoffwechsel der Eisenbakterien, wie begreiflich, nicht ermitteln. Für heterotrophe Lebensweise scheint die Beobachtung zu sprechen, daß sie, allerdings nur teilweise, mit Vorliebe in verunreinigten Wässern vorkommen, ganz besonders aber die andere Beobachtung, daß die Eiseneinlagerung in die Scheiden erst spät, d. h. nicht zur Zeit des lebhaftesten Wachstums erfolgt. Es sei auch daran erinnert, daß viele andere Organismen, Algen, Flagellaten usw., bei denen man an eine Verwertung der bei der Verbrennung von Eisenoxydul frei werdenden Energie wohl kaum denken kann, ebenfalls Eisenoxydeinlagerung in ihre Gallerthüllen und Gallertstiele zeigen. Andere Beobachtungen sprechen andererseits vielleicht noch eindringlicher dafür, daß unsere Spaltpilze oxydiertes Eisen nicht bloß speichern, sondern auch durch ihre Lebenstätigkeit die Oxydation katalytisch beschleunigen: Sterilisierte, auf Flaschen gezogene Eisenwässer halten sich länger als solche, die nicht sterilisiert sind. Hier muß zur Erklärung irgendwelche Wirkung der lebenden Eisenbakterien zugezogen werden, sei es, daß man annimmt, daß sie das Wasser alkalisch machen und so das Eisen ausfällen, oder aber daß man die Meinung vertritt, daß sie, vielleicht durch ein Enzym, das Oxydul in unlösliches Oxyd verwandeln.

Bei dem mangelhaften Stand der Kenntnisse von der Kohlenstoffversorgung der Eisenbakterien nimmt es natürlich nicht wunder, daß man ihr Nährsalzbedürfnis und ihre Stickstoffassimilation kaum kennt. *Leptothrix ochracea* kann nach obigen Angaben jedenfalls als „Peptonbakterie" leben. Es handelt sich, wie wir wissen, um aerobe Formen; über die Kardinalpunkte des Sauerstoffgehaltes ist nichts bekannt. Versuche, sie künstlich ohne Sauerstoff zu züchten und auf diese Weise die Oxydation von Eisen oder Mangan auszuschließen, fehlen.

Was die Temperatur angeht, bei welcher sie leben, so sind sie offenbar wenig wählerisch. Sie gedeihen im kalten Flußwasser wie auch in Thermen.[1]) In dem 41 bis 45° heißen Thermalwasser von Ikao in Japan, welches 0,02 g kohlensaures Eisenoxydul im Liter führt, bilden sie an Steinen oder auf dem Grund an der Quellenmündung einen ockergelben, wollig- schleimigen Schlamm, der ausschließlich aus *Leptothrix*-ähnlichen Eisenbakterien besteht.

Wie oben schon häufiger gesagt, könnte man die Eisenbakterien ebensogut, ja manchmal noch besser als Manganbakterien bezeichnen; denn bietet man ihnen statt Eisen die betreffende Manganverbindung, so speichern sie diese in großen Mengen, und die Gallertscheide, die sich da-

1) Miyoshi, M., Journ. of the coll. of science, 1897, Bd. 10, S. 137.

bei tiefbraun färbt, wird dann noch mächtiger, als wenn ihr nur die Gelegenheit zur Eisenspeicherung gegeben ist. Sehr beachtenswert sind neuere Angaben[1]) über das Wahlvermögen der Gallertscheiden bei gleichzeitiger Darbietung von Eisen und Mangan: Im Tolkewitzer Wasserwerk enthalten die Scheiden der *Crenothrix* etwa 6 bis 9 % Eisenoxyd und 30 bis 66 % Manganoxyd, während das Wasser vier- bis fünfmal soviel Eisen als Mangan führt. Und auch in den Dresdener Wasserwerken speichert *Crenothrix* mehr Mangan als Eisen. Das zeigen die Ergebnisse folgender Analysen: Das Wasser enthält in einem Liter etwa 0,2 mg Eisen und 0,3 mg Mangan; gleichwohl enthalten die Scheiden der aus dem Brunnen stammenden *Crenothrix* vier bis fünfmal soviel Mangan als Eisen, die Scheiden der aus den Hochbehältern stammenden sogar elfmal soviel. Im Saloppen-Wasserwerk führt das Wasser Mangan nur in Spuren, Eisen aber reichlich 0,2 mg im Liter, und doch verraten die Scheiden der *Crenothrix* auch hier durch die dunkelschwarze Färbung ihren Mangangehalt. Auf die Ernährungsphysiologie der Eisen- und Manganbakterien dürfte die Ersetzbarkeit des Eisens durch das Mangan kaum Licht werfen.

Im Zusammenhang mit den oben behandelten Fragen steht eine andere, die zumal geologisches Interesse hat: in welchem Unfang waren und sind Eisenbakterien tätig beim Zustandekommen der Raseneisenerzlager? Daß man in vielen derartigen Ablagerungen organisierte Reste, die man heute als Scheiden von Eisenbakterien erkennt, nachweisen kann, ist schon längere Zeit bekannt. Daraus sowie aus der Rolle, welche die Eisenbakterien in eisenhaltigen Wässern spielen, hat man den Schluß gezogen, daß die Ablagerung von Raseneisenerz höchstwahrscheinlich stets der Tätigkeit solcher Organismen zuzuschreiben sei. Spätere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß von vielen daraufhin untersuchten Raseneisenerzproben nur wenige die Reste von Eisenbakterien zeigten; daraus wurde gefolgert, daß diese Ablagerungen in der Regel ohne Mitwirkung von Bakterien entstanden seien. Doch auch in diesem Punkte sehen wir noch nicht klar, da neuerdings die Beobachtung gemacht wurde, daß Eisenhydroxydmassen, welche in Wasserleitungsröhren nachweislich durch die Anwesenheit von Eisenbakterien, und zwar *Gallionella ferruginea* entstehen, gleichwohl bei mikroskopischer Betrachtung Reste dieser Spaltpilze nicht mehr erkennen lassen. Es findet nämlich ein nachträglicher Kristallisationsprozeß statt, durch den die zuerst die Form der Scheiden zeigenden Eisenhydroxydmassen in Kristalltäfelchen oder formlose Kristallklumpen umgewandelt werden,

1) Schorler, B., B. C. II, 1907, Bd. 12, S. 681.

in denen Reste der Bakterienscheiden nicht mehr oder nur noch ganz spärlich nachzuweisen sind.[1]) Wir kommen somit zu dem Schluß, daß Raseneisenerze jedenfalls wohl auch ohne Bakterientätigkeit zur Ablagerung gebracht werden können, daß wir aber vorläufig nicht wissen, in welchem Umfang das in der Natur ohne Zutun der Eisenbakterien geschieht.

Das obige Kapitel war geschrieben, als eine Arbeit[2]) erschien, die den Nachweis führt, daß eines der oben genannten Eisenbakterien, *Spirophyllum ferrugineum*, bei Zufuhr von Eisenoxydulkarbonat tatsächlich autotroph lebt, indem es die Kohlensäure auf Kosten der bei der Oxydation des Oxyduls freiwerdenden Energie assimiliert:

$$4FeCO_3 + 6H_2O + O_2 = 2Fe_2(OH)_6 + 4CO_2 + 58 \text{ Kal.}$$

In den bisher vorliegenden Kulturen hat sich der genannte Spaltpilz als obligat autotroph erwiesen, heterotrophe Ernährung war nicht möglich. Man wird gut tun, künftig solche Arten, die sich durch Oxydation von Eisenoxydul Betriebsenergie zu verschaffen vermögen, als echte, typische Eisenbakterien von andern Eisenbakterien zu unterscheiden, bei welchen die Eisenspeicherung nicht, oder doch nicht erwiesenermaßen Folge eines Betriebsenergie liefernden Vorgangs ist.[3])

1) Schorler, B., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 564.

2) Lieske, R., Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, Bd. 50, S. 328.

3) Nachtr. Anm. Vgl. noch Rullmann, W., B. C. II, 1912, Bd. 33, S. 277, u. Schwers, H., ebenda S. 273.

Kapitel XVII.

Die stickstoffbindenden Bakterien.

Die folgenden Ausführungen handeln von der Aufnahme und Verwertung des freien, gasförmigen Stickstoffs der Atmosphäre durch die Spaltpilze. Wie früher eingehend ausgeführt wurde, sind die meisten Bakterien auf Stickstoffverbindungen, seien es organische oder anorganische angewiesen, der freie Stickstoff ist für sie ein nutzloses Gas. Im Gegensatz zu ihnen tritt nun die kleine Schar „stickstoffprototropher" Arten, die uns im folgenden beschäftigen soll, die stickstoffixierenden, stickstoffbindenden oder, wie sie auch weniger glücklich genannt worden sind, stickstoffsammelnden Spaltpilze. Zuerst einige Bemerkungen ganz allgemeiner Art: Wollen wir stickstoffbindende Bakterien züchten, so müssen wir ihnen erfahrungsgemäß eine organische Kohlenstoffverbindung geeigneter Art als Baustoff und Energiequelle darbieten. Sämtliche bisher genau bekannte stickstoffprototrophe Arten haben wir also als kohlenstoffheterotroph zu bezeichnen. Zwar werden neuerdings auch einige Bakterien beschrieben, die den freien Stickstoff binden und gleichzeitig autotroph sein, d. h. von Kohlensäure leben sollen, doch sind sie noch nicht genügend erforscht, um eingehend behandelt werden zu können (vgl. unten).

Was die Ansprüche der Stickstoffbinder an den Sauerstoff angeht, so sind sie zum Teil aerob, zum Teil anaerob; ferner leben sie zum Teil frei im Boden, zum Teil aber auch in Lebensgemeinschaft mit höheren Pflanzen, in deren Wurzeln hausend sie dem Geschäft der Stickstoffbindung nachgehen. Endlich ist noch zu erwähnen, daß es bis jetzt nicht gelungen ist, obligat stickstoffprototrophe Arten nachzuweisen. Sie haben vielmehr stets auch die Befähigung, sowohl organische wie anorganische Stickstoffverbindungen zu verarbeiten. — Betrachten wir nun zuerst die freilebenden Arten.

Um uns solche, zunächst in Rohkultur, zu besorgen, wenden wir offenbar am besten auch hier wieder elektive Anhäufungskulturen an: Wir lösen eine geeignete Kohlenstoffverbindung, z. B. Zucker, Mannit, Salze organischer Säuren, und fügen als Nährsalze Kaliumphosphat und Magnesiumsulfat, aber keine Stickstoffverbindungen hinzu; auch wäre

eine Zugabe von Kalziumsalzen angebracht, wenngleich solche nicht unbedingt nötig sind. Als Impfmaterial würde sich in diesem Falle eine Prise Ackerboden besonders bewähren. Wir sorgen für reichlichen Zutritt der Luft zur Oberfläche der Nährflüssigkeit und damit des in der Luft enthaltenen Stickstoffs.

Bald sehen wir, wie die Lösung sich trübt, auch Gasblasen aufsteigen, als Zeichen dafür, daß in den am Grund des Gefäßes ruhenden Bodenproben sich Gärprozesse abspielen, ein unangenehmer Geruch, in erster Linie nach Buttersäure, stellt sich bald ein, außerdem aber würde in den meisten Fällen eine stattliche Kahmhaut unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken, welche die Oberfläche der Lösung überzieht und sich mit zunehmendem Alter braun verfärbt. Nehmen wir das Mikroskop zu Hilfe, so sehen wir, daß die Kahmhaut aus den verschiedensten Bakterien gebildet wird, unter denen ein großer, kokkenförmiger Spaltpilz uns besonders auffällt; das ist das schon häufig genannte, seit 1901 bekannte[1]) *Azotobacter*. Untersuchen wir andererseits eine Probe vom Grund des Gefäßes, so würden wir neben vielen andern Bakterien nie vermissen stäbchen- oder spindelförmige Bakterien, die auf Jodzusatz sich blau färbende Inhaltsstoffe aufweisen, also *Bac. amylobacter* oder doch nahe Verwandte dieser uns schon bekannten Spaltpilzart vorstellen.[2]) Nehmen wir nun an, wir wüßten, wieviel gebundener Stickstoff zu Beginn unseres Versuches in der Bodenprobe, mit der wir impften, oder als Verunreinigung in unserer Nährlösung vorhanden war, und analysierten wir nunmehr unsere Rohkultur, nachdem sich die eben geschilderte Vegetation darin entwickelt hat, so würde sich zeigen, daß sich eine größere Menge an gebundenem Stickstoff darin vorfindet als zu Anfang, mit anderen Worten, daß eine analytisch nachweisbare Menge von Luftstickstoff in gebundenen Stickstoff, d. h. in Eiweißkörper und andere Stickstoffverbindungen, welche die Zellen der Rohkultur aufbauen, durch unsere Mikroflora überführt worden ist. Das gilt natürlich nur unter der Voraussetzung, daß wir ganz sorgfältig dafür gesorgt haben, daß während der Kulturdauer nicht etwa flüchtige Stickstoffverbindungen, die in der Luft nie fehlen (z. B. Ammoniak), zu der Nährlösung Zutritt hatten und dann möglicherweise von den Bakterien gesammelt und verwertet worden sind. Solche Kulturen müssen stets unter Glocken gehalten werden, in welche nur mit Kalilauge und Schwefelsäure gewaschene, so von flüchtigen Stickstoffverbindungen befreite Luft Zutritt hat. Wäre gegen diese selbstverständliche Vorschrift nicht vielfach gesündigt wor-

1) Beijerinck, M. W., B. C. II, 1901, Bd. 7, S. 561.
2) Winogradsky, S., Comptes rendus de l'ac. d. sc. Paris 1893, t. 116, S. 1385.

den, so könnten viele in der Literatur vorliegende Angaben über die Befähigung mancher Mikroben zur Stickstoffbindung mit viel mehr Zutrauen aufgenommen werden. Doch kehren wir zur Betrachtung unserer Kultur zurück, so können wir an ihr auch den biologischen Nachweis, daß sie sich mit Stickstoffverbindungen mehr und mehr anreichert, unschwer führen, denn allmählich entwickeln sich in ihr auch Wesen, die nicht von freiem Stickstoff leben können, Schimmelpilze, Hefen, auch grüne Pflänzchen, wie Algen, chlorophyllhaltige und farblose Flagellaten, kurzum, es zeigt sich hier wieder eine Metabiose, bei welcher das Wachstum einer aus nicht stickstoffbindenden Formen bestehenden Vergesellschaftung von Mikroorganismen durch vorheriges Gedeihen von stickstoffbindenden Arten erst ermöglicht wird. Wir kommen darauf nachher nochmals zurück.

Um nun zu ermitteln, welche von den in solch einer Rohkultur zu beobachtenden Spaltpilze die Befähigung zur Bindung des atmosphärischen Stickstoffs besitzen, müssen wir diese Rohkultur zu entwirren und die einzelnen Arten in Reinkultur zu züchten suchen. Richten wir zuerst auf *Azotobacter* unser Augenmerk. Manchmal gelingt es leicht, manchmal auch schwierig, dasselbe auf Agar, der phosphorsaures Kalium, schwefelsaures Magnesium und Zucker oder Mannit enthält, und den man mit einer Spur jener Kahmhaut beimpft, rein zu züchten; besser geht man von jugendlichen Rohkulturen aus, in denen sich noch keine Haut gebildet hat. Es bildet[1]) aufgelagerte, regelmäßig umrandete, weiße Kolonien, die konzentrisch geschichtet und mit radial verlaufender Streifung versehen sind. Sind die Kolonien auf der Oberfläche grob gekräuselt, so deutet das auf Verunreinigung derselben mit andern Arten hin, die das *Azotobacter* stets begleiten und auf die wir nachher noch zu sprechen kommen —, Verunreinigungen, die sehr leicht unterlaufen können und auch zu gewaltigen Irrtümern und falschen Angaben über den Stoffwechsel vom *Azotobacter* Veranlassung gegeben haben. Reine Kolonien nehmen nach einiger Zeit flüssige Konsistenz an und jene braune Farbe, die wir an den alternden Kahmhäuten in Rohkulturen schon zu beobachten Gelegenheit hatten.

Übrigens hat sich gezeigt[2]), daß es verschiedene, durch Übergänge verbundene „Rassen" gibt, die in verschiedenem Maße zur Pigmentbildung neigen, daß ferner die Pigmentbildung um so eher hervortritt, je älter das Aussaatmaterial war.

1) Krzemieniewski, S., Bull. de l'ac. d. sc. Cracovie. Cl. d. sc. math. et nat., 1907, S. 744 u. 1908, S. 929, vgl. auch Krzemieniewski, H. u. S., a. a. O., 1906, S. 558.

2) Omelianski, W., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 643.

Untersuchen wir nun die Zellen aus reinen Kolonien mit dem Mikroskop, so sehen wir, daß sie bestehen aus dicken Stäbchen, die sich lebhaft bewegen können, und zwar mittels einer polaren Geißel. Ihre Größe pflegt 3 auf 5 μ zu betragen, sie können aber auch etwas größer (4 auf 7 μ) sein. Stäbchen, die sich eben geteilt haben, sind natürlich sehr häufig zu treffen, sog. Diplokokken, aber es kann auch vorkommen, daß die Zellen zu langen Ketten, Streptokokken miteinander vereint bleiben. Ob diese Ketten länger oder kürzer sind, hängt zum großen Teil von der Temperatur ab. Eigenartig ist sodann, daß bei höherer Temperatur, zumal auf zuckerhaltigem Agar die Zellen zu langen Fäden auswachsen können, die beweglich sind, und endlich von beiden Enden nach der Mitte in die einzelnen Zellen zerfallen, wenn sie nicht absterben. Die Zellen können sich dann teilen, ohne daß die entstehenden Tochterzellen weiter wachsen, somit zerfällt der Faden endlich in recht kleine Zellen. Sehr häufig, z. B. auf Bouillon oder Kartoffeln, sind eigenartige Involutionserscheinungen, auf die wir nicht weiter eingehen. In dem eben geschilderten Zustand, den uns jugendliche Kulturen zeigen, sind die einzelnen Zellen, abgesehen von der Zellhaut, nur von einer äußerst dünnen Gallerthülle umgeben. In älteren Kolonien verlieren nun die Zellen, die dabei ovale Gestalt annehmen, ihre Beweglichkeit und bilden dicke Gallerthüllen aus, innerhalb deren je zwei bis vier Zellen, jede nochmals mit eigener dünner Gallerthülle versehen, liegen. Durch Färbung mit Methylenblau kann man die Gallerthüllen gut sichtbar machen, sie färben sich dann metachromatisch, d. h. rot, zumal die Spezialgallerthüllen der einzelnen Zelle.

Nach einiger Zeit zerfließt die mehreren Zellen gemeinsame Gallerthülle, während umgekehrt die jeder einzelnen Zelle dichter zu werden scheint; andere Zellen bleiben auch zu mehreren vereint in solch verhärtender Hülle und stellen dann typische, aus kugligen Zellen bestehende Sarcinapakete vor. Diese mit kompakter Gallerthülle versehenen Zellen oder Zellpakete sind als Dauerformen anzusprechen, die infolge von Erschöpfung oder Veränderung des Nährbodens entstehen. Bringt man sie auf neue Nährböden, so werfen sie die Gallerthüllen ab und gehen erneut Zellteilungen ein. Wir dürfen somit sagen, daß dieser unser Organismus im gut ernährten Zustand ein Kurzstäbchen ist, das sich lebhaft teilt und schwärmt, schließlich aber ein Kugelbakterium. Was den Zellinhalt des *Azotobacter* angeht, so kann man im jugendlichen Zustand weder im Leben noch bei Behandlung mit Jod noch auch nach Färbung mit Methylenblau irgendwelche Differenzierungen wahrnehmen. In alternden Zellen kann man im Protoplasma Volutin nachweisen, sodann ein Kohlehydrat, das als Glykogen betrachtet wird. Ein

Forscher[1]) gibt auch an, daß er Zellkern und Vakuolen in den Zellen beobachtet habe.

Diese eingehende Wiedergabe der an *Azotobacter* in gestaltlicher Beziehung gemachten Befunde rechtfertigt sich nun durch seine interessante Ernährungsweise, deren Betrachtung wir uns jetzt zuwenden. Untersuchen wir zunächst eine Reinkultur auf die Befähigung, den freien Stickstoff zu binden, so werden wir wohl eine gewisse Enttäuschung erleben. Zwar wird vielleicht eine gewisse Stickstoffbindung nachweisbar sein, wenn wir unsern Spaltpilz in derselben Nährlösung züchten, in der wir die Rohkultur uns verschafften, doch wird der Gewinn an gebundenem Stickstoff wenig erheblich sein und in den meisten Fällen die Grenzen der Fehler, die den analytischen Methoden anhaften, nicht übersteigen. So kam der Entdecker des *Azotobacter*[2]) sogar schließlich auf den Gedanken, daß *Azotobacter* nur vereint mit andern Spaltpilzen, also sozusagen in Symbiose, die Stickstoffbindung betreibe, eine Ansicht, die bald der andern wich, daß nur bei Zufuhr von organischen Säuren als Kohlenstoffquelle Stickstoffbindung in Azotobakterreinkulturen erfolge.[3])

Andere Forscher nahmen an, daß sehr bald eine Degeneration des *Azotobacter* eintrete, derart, daß ihm in Kultur die Befähigung zur Stickstoffbindung dauernd abhanden käme. Diese Anschauung stimmt aber nicht, denn es gelang anderen Forschern, unsern Spaltpilz über ein Jahr lang in künstlichen Bedingungen zu halten, ohne daß er degeneriert wäre. Vielmehr haben neuere Untersuchungen das überraschende und interessante Ergebnis gehabt, daß eine erhebliche Stickstoffbindung in mit Azotobakterreinkulturen geimpften Nährlösungen nur dann möglich ist, wenn außer einer geeigneten Kohlenstoffquelle und den oben genannten Nährsalzen noch Humusstoffe in der Nährlösung zugegen sind. Eben darum findet man in Rohkulturen so erhebliche Stickstoffgewinnste, weil man meistens Boden in diese als Impfmaterial einzuführen pflegt. Als geeignete Kohlenstoffquellen für solche Reinkulturen seien genannt Zucker, Mannit, Salze der Milch-, Äpfel-, Essig-, Propionsäure.[4]) Dextrin als Kohlenstoffquelle fördert bei gleichzeitiger Anwesenheit von Kreide die Pigmentbildung. Ungeeignet sind u. a. Zellulose, Pektinstoffe, auch zitronensaure Salze wirken nicht gut.[5]) Äußerlich unter-

1) M. W. Beijerinck. — Nachtr. Anm.: vgl. auch Mencl, E., Arch. f. Prot.-Kde. 1911, Bd. 22, S. 1 u. Prazmowski, A., B. C. II, 1912, Bd. 33, S. 292.

2) Beijerinck, M. W. u. v. Delden, A., B. C. II, 1902, Bd. 9, S. 3.

3) Beijerinck, M. W., Ref. in B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 443.

4) Beijerinck, M. W., u. v. Delden, A, a. a. O., vgl. u. a. auch Krainsky, B. C. II, 1908 Bd. 20, S. 725.

5) Fred, E. B., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 185.

scheiden sich Reinkulturen von Rohkulturen dadurch, daß sich keine Haut bildet. Die Menge des gebundenen Stickstoffs ist von verschiedenen Umständen abhängig. Im besten Fall fand man einen Gewinn von 17 mg Stickstoff auf 1 g verbrauchten Traubenzucker. Zur Bildung von 1 g Trockensubstanz wurden dabei 6 g Traubenzucker verbraucht, d. h. der ökonomische Koeffizient (vgl. S. 414) beträgt 6.

Neuere auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen[1]) haben aber gezeigt, daß das Verhältnis zwischen der Menge gebundenen Stickstoffs und verbrauchten Kohlenstoffs ganz von dem Alter der *Azotobacter*-kultur abhängt, und zwar deshalb, weil Stickstoff nur so lange gebunden wird, als die Zellen sich vermehren, während in älteren Kulturen, in welchen Zellneubildung nicht mehr stattfindet, gleichwohl noch Dissimilation, d. h. Verbrauch der dargebotenen Kohlenstoffverbindung, stattfindet. So zeigte sich in einer Versuchsreihe, in welcher 5 prozentiger Traubenzuckeragar als Nährboden diente, daß nach zweitägiger Kultur etwa 50, nach dreitägiger etwa 75, nach sechstägiger etwa 25 und nach zehntägiger nur 5 mg Stickstoff auf ein Gramm verbrauchter Dextrose gebunden waren.

Das Temperaturoptimum für Wachstum und Stickstoffbindung liegt bei 27 Grad, das für die Pigmentbildung etwas höher. Das Maximum für das Wachstum liegt bei 35, das Minimum bei etwa 9 Grad. Je weiter sich die Temperatur vom Optimum entfernt, um so weniger ökonomisch arbeitet *Azotobacter*. Auch ein Optimum des Gehalts an Humusstoffen ist nachweisbar, wird zu viel oder zu wenig geboten, so hat das die Folge, daß im Verhältnis zur gebundenen Stickstoffmenge die Menge verbrauchter Kohlenstoffverbindung steigt.

Nun galt es vor allem, das Wesen der Förderung der Stickstoffbindung durch Erdboden zu verfolgen, und es zeigte sich, daß wäßriger Bodenauszug keine Wirkung hatte, wohl aber das Produkt, das man erhält, wenn man Boden mit Laugen behandelt und aus der so gewonnenen Lösung mittels Salzsäure die Humussäure fällt und diese endlich in Form von humussauren Salzen bietet. Künstlicher Humus, gewonnen durch Behandeln von Zucker mit starken Säuren, war wirkungslos. Weiter wurde gefunden, daß die Humate weder als Kohlenstoff- noch als Stickstoffquelle wirken. Das erstere ist dadurch ausgeschlossen, daß Zusatz von Zucker oder andern organischen Stoffen außer den Humaten unerläßlich ist, das letztere dadurch, daß sich nachweisen läßt, daß anfängliche Gaben von geringen Mengen gebundenen Stickstoffs die Stickstoffbindung in *Azotobacter*reinkulturen nicht erhöhen. Sonst hätte ja

1) Koch, A., u. Seydel, S., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 570.

der Gedanke nahe gelegen und ist auch ausgesprochen worden, daß *Azotobacter* dann besonders kräftig Stickstoff binde, wenn man ihm zu Anfang der Kultur Gelegenheit gebe, sich auf Kosten von Stickstoffverbindungen kräftig zu vermehren. — Die neuesten Untersuchungen[1]) dieser Frage haben nun zu dem Ergebnis geführt, daß es gar keine organischen Bestandteile des Bodens, sondern anorganische sind, auf deren Rechnung die Förderung im Stickstoffgewinn zu setzen sei, und zwar soll Eisen, Aluminium, Kieselsäure und wohl noch andere Stoffe dafür in Betracht kommen. Denn bietet man diese in geeigneter den Bakterien zugänglichen Form, anstatt Boden zu den Kulturen hinzuzufügen, so findet ebenfalls kräftige Stickstoffbindung statt; z. B. legt *Azotobacter* dann im Lauf von 10 Tagen reichlich 12 mg Stickstoff unter Verbrauch von 1 g Traubenzucker in gebundener Form fest. Die ganze Frage ist noch nicht vollkommen geklärt, andere Forscher[2]) sind geneigt, wesentlich nur dem dem Humus beigemengten Eisen oder auch der Kieselsäure die betreffende Wirkung zuzuschreiben. Wie dem auch sei, es ist anzunehmen, daß die Erklärungsversuche jetzt den richtigen Weg eingeschlagen haben, indem sie auf mineralische Bestandteile der Humuskörper achten (vgl. auch S. 357, Anm.).

Es sei hier noch daran erinnert, daß die günstige Wirkung von Humuskörpern auf Harnstoffbakterien (S. 446) eine wesentlich andere ist, und daß offenbar Humuskörper im Bakterienleben aus verschiedenen Gründen von Bedeutung sind.

Die förderliche Wirkung der Humusstoffe auf die Stickstoffbindung des *Azotobacter* macht sich nicht nur dann geltend, wenn man ihn in Lösungen, sondern auch dann, wenn man ihn auf festen Böden, z. B. Agar züchtet, doch deuten einige Erfahrungen darauf hin, daß in letzterem Fall die Gegenwart von Humusstoffen nicht so notwendig ist, wenn man für den richtigen Feuchtigkeitsgrad des Nährbodens und für möglichst reichlichen Luftzutritt zu den Zellen sorgt. Sodann ist noch darauf hinzuweisen, daß den Humusstoffen auch eine fördernde Nachwirkung innezuwohnen scheint, denn wir hören, daß man unter Umständen gut daran tut, *Azotobacter* auf mit Dextrose versetztem, sterilem Boden vorzukultivieren, „um das durch längere Kultur auf Agar geschwächte Stickstoffbindungsvermögen wieder zu regenerieren", ehe man es auf die Nährböden überträgt, auf denen es unter Stickstoffbindung wachsen soll.[3])

---

1) Kaserer, H., Ber. d. d. bot. Ges., 1910, Bd. 28, S. 208. — B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 232. — Ref. B. C. II, 1911, Bd. 30, S. 509.

2) Remy, Th. u. Rösing, G., B. C. II, 1911, Bd. 30, S. 349.

3) Koch, A., u. Seydel, S., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 570.

Im übrigen ist betreffs der Ernährung des *Azotobacter* noch zu sagen, daß es, wie schon erwähnt, auch von gebundenem Stickstoff leben und sich dabei kräftig vermehren kann. Hauptsächlich kommen anorganische Stickstoffverbindungen in Frage, salpetersaure und Ammoniumsalze; organische Stickstoffverbindungen werden in stärkerer Konzentration verschmäht. Allzukräftige Fleischbrühe verhindert z. B. sein Gedeihen; in dieser Frage sind übrigens weitere Versuche erwünscht.

Auch ist noch nicht hinlänglich bekannt, ob längere Zeit andauernde Züchtung unter Zufuhr von gebundenem Stickstoff ihm die Befähigung zur Bindung des gasförmigen rauben kann.

Jedenfalls können wir auf Grund des eben Ausgeführten uns ein Bild von der Tätigkeit des *Azotobacter* im Boden machen: Es wird auf Kosten der organischen Stoffe, die es als Reste von Pflanzen und Tieren im Boden vorfindet, und in dauerndem Kontakt mit Humusstoffen reichlich Stickstoff aus der Bodenluft aufnehmen und binden, d. h. also in Eiweißstickstoff überführen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß nach dem Tod des *Azotobacter* diese Stickstoffverbindungen auch in natura solchen Metabionten, die selbst keinen Stickstoff binden, zugute kommen, ganz ebenso, wie wir das für die Rohkulturen ausführten. Die Frage nun, ob *Azotobacter* an seinen natürlichen Standorten kräftig Stickstoff binden kann, wird ganz wesentlich davon abhängen, ob es genügende Mengen von organischen Stoffen als Energiematerial vorfindet. Es hat sich gezeigt, daß die durch ihn (und andere Bakterien) bedingte Stickstoffbindung besonders durch Gegenwart von Algen im Boden gefördert wird[1]), woraus man früher auch den heute als falsch erkannten Schluß zog, daß jene Algen selbst den freien Stickstoff zu binden vermöchten. Der Fall liegt in Wirklichkeit so, daß die Algen durch ihre Kohlensäureassimilation organische Stoffe bilden, welche nach dem Tod der Algenzellen in den Boden gelangen und so dem *Azotobacter* die Energie zur Stickstoffbindung verleihen. Die so geschaffenen Stickstoffverbindungen treten dann nach dem Tod der *Azotobacter*zellen und nach deren Fäulnis als Ammoniumsalze in den Boden, und diese stehen dann, event. nach Nitrifikation, wieder den Algen zur Verfügung, die sich vermehren und dann den Boden wieder an Kohlenstoffverbindungen bereichern können. So „wäscht eine Hand die andere". Aus einigen Angaben in der Literatur darf man schließen, daß neben den grünen auch die blaugrünen Algen eine große Bedeutung für das Gedeihen stickstoffbindender Bakterien haben.[2]) Wir

1) Lit. bei Koch, A., Lafars Hdb. Bd. 3, S. 1.

2) Bouilhac, zit. nach Koch, A. in Lafars Hdb. Bd. 3, S. 1; Keutner, J.,

haben hiermit das Verhältnis des *Azotobacter* zur grünen Alge als Metabiose hingestellt; da erhebt sich aber die Frage, ob das Verhältnis nicht vielleicht auch als Symbiose sich deuten ließe, derart, daß die *Azotobacter*zellen schon während ihres Lebens Stickstoffverbindungen nach außen treten lassen und Mitbewohnern des Bodens zur Verfügung stellten. Auf diese Frage muß natürlich das Experiment Antwort geben, und einige vor nicht langer Zeit durchgeführte Versuche haben in Bestätigung älterer Angaben Material beigebracht, welches vielleicht geeignet sein könnte, die Frage nach solcher Symbiose im bejahenden Sinn zu entscheiden: In Reinkulturen des *Azotobacter* kann man[1]) nämlich nicht nur innerhalb der Bakterienzellen, sondern auch draußen in der Nährlösung Stickstoffverbindungen nachweisen, die von den Zellen sezerniert worden sind und in letzter Linie dem gasförmigen Stickstoff der Luft entstammen. In Mischkulturen muß dieser gebundene Stickstoff Symbionten zugute kommen. Ehe man aber über das Vorkommen solcher Symbiose etwas ganz Bestimmtes aussagen kann, müßte man nachweisen, daß jene in der Nährlösung auftretenden Stickstoffverbindungen nicht etwa geschädigten oder gar toten *Azotobacter*zellen entstammen, Zellen, wie man sie in jeder Reinkultur in Masse nachweisen kann, und das ist bis jetzt noch nicht geschehen. So haben sich denn auch manche Forscher gegen eine Symbiose ausgesprochen, und es läßt sich auch nicht leugnen, daß die oben (S. 504) mitgeteilten Erfahrungen, nach denen die Stickstoffbindung mit der Zellvermehrung in den Kulturen eng verknüpft ist, dafür sprechen, daß lebende *Azotobacter*zellen wesentlich nur für eignen Bedarf Stickstoff binden. Spruchreif ist die Frage aber noch nicht, vielleicht entscheiden die Lebensbedingungen darüber, ob Sym- oder Metabiose stattfindet.

Unsere Ausführungen über *Azotobacter* seien mit einem Rückverweis auf den schon früher gestreiften Gaswechsel dieses Spaltpilzes geschlossen: Wir hörten (S. 389), daß er ein echter Aerobiont ist, nur an gut gelüfteten Standorten wird er seine Tätigkeit entfalten, und auch in Kulturen ist der wohltätige Einfluß starker Lüftung leicht zu beobachten. Wir fügen hinzu, daß außer Kohlensäure kein Gas von ihm ausgeschieden wird, also nicht auch Wasserstoff, wie man aus der Untersuchung unreiner Kulturen fälschlich geschlossen hat. Auch organische Säuren bildet er nicht und ist gegen solche sehr empfindlich. — Wie nun die Stickstoffbindung in chemischer Hinsicht verläuft, ist vollkommen

---

Wiss. Meeresunters. Kiel 1904, N. F. Bd. 8; Fischer, H., B. C. II, 1904, Bd. 12, S 267.

3) Krzeminiewski, S., a. a. O.

unbekannt. Denkbar wäre, daß der freie Stickstoff durch Wasserstoff reduziert und in Ammonium überführt wird. Wenn im Stoffwechsel des *Azotobacter* kein freier Wasserstoff entsteht, so könnte dies daran liegen, daß er nur insoweit gebildet wird, als er sofort zur Reduktion des Stickstoffs verwandt wird. Möglich, wenngleich unwahrscheinlich, wäre andrerseits auch, daß der Stickstoff erst oxydiert wird, und diese Oxydationsprodukte, welcher Art sie auch sein mögen, dann dem Aufbau der Zellen dienen. Dieser Aufbau würde dann auf einem Umweg erfolgen, denn im Eiweiß ist der Stickstoff an Wasserstoff gebunden. Bei unserer gänzlichen Unkenntnis auf diesem Gebiet wäre es aber nicht unerlaubt, anzunehmen, daß dieser Umweg eben der bequemere Weg für den Organismus ist. Sollten solche oxydierten Produkte entstehen, so müßte man annehmen, daß sie nach Maßgabe ihrer Entstehung sofort weiter verarbeitet werden, denn sie in *Azotobacter*kulturen nachzuweisen ist bisher nie gelungen.

Abb. 97.
Azotobacter agile.
Kultur auf Phosphat-Glukose-Agar, 2 Tage alt.
Photographiert nach d. Leben.
(Vergr. 800.)
Nach Beijerinck aus Lafars Hdb.

Azotobacter chroococcum, wie die Art genannt wurde, von der bisher die Rede war, wurde zuerst in den Niederlanden entdeckt, und seither wurde eifrig Jagd auf sie gemacht, so eifrig, daß über dieser mehr extensiven Untersuchung ihres Vorkommens die intensive Untersuchung ihrer Morphologie und Physiologie zweifellos gelitten hat. Gleichzeitig mit ihr wurde noch eine zweite Art, *Azotobacter agile*, entdeckt, eine Form, die aus niederländischem Kanalwasser isoliert wurde (Abb. 97). Sie ist etwas größer als *Azotobacter chroococcum*, von ihm dadurch unterschieden, daß sie lophotrich begeißelt ist. In den Zellen sollen Kern und Vakuolen deutlich sichtbar sein, sie macht ihre Nährlösung fluoreszieren. Diese eigenartige Form ist sonderbarerweise seither nie mehr gefunden oder doch nie mehr genauer beschrieben worden. Außer ihr wurden noch eine ganze Reihe von anderen „Formen“ oder anderen „Arten“ der Gattung *Azotobacter* beschrieben, die sich zum Teil aber nur durch untergeordnete Merkmale unterscheiden. So wurde im Golf von Neapel eine Form nachgewiesen, deren Gallerthüllen sich bei Zusatz von starken Jodlösungen blau färbten. In Amerika wurden Formen gefunden, die sich von *A. chroococcum* nur durch geringere Größe unterscheiden. Sodann

eine als *A. Beijerinckii* benannte Art mit ovalen Zellen, die größer als die von *A. chroococcum* sind und sich dadurch auszeichnen, daß sie in älteren Kulturen nicht als Sarzinen, sondern in Form von Streptokokken[1]) auftreten, doch soll sie außerdem auch in Form schwefelgelber, nicht brauner Sarzinen vorkommen[2]). Gleichfalls aus Amerika wird ein *A. Vinelandii* beschrieben, im Gegensatz zu *A. Beijerinckii* mehr zur Sarzinen- als zur Streptokokkenform neigend, wohl dem *A. agile* nahe stehend und wie dieser Fluoreszenz der Nährlösung hervorrufend. Bei Leipzig wurde *A. vitreum*[3]) gefunden, stets unbeweglich, nie als Stäbchen, sondern immer rundzellig auftretend, sich nie verfärbend und einen glasigen Schleim bildend. Endlich sei noch auf *A. Woodstoni* hingewiesen, von den anderen scharf dadurch unterschieden, daß die Befähigung zur Stickstoffbindung ihm abgeht. Eine systematische Durcharbeitung all der genannten Formen fehlt noch.

Abb. 98.
Clostridium Pasteurianum.
Kurze, sich lebhaft teilende, längere, bereits zu Spindeln anschwellende, mit hellerem, körnigem Inhalt, schließlich auch ein polar gestelltes, sporogenes „Korn" tragende Stäbchen.
Mikrophotographie.
(Vergr. ca. 600.)
Nach Winogradsky.

Wir wenden uns nun zur Besprechung jenes zweiten Stickstoffbinders, den wir in unserer Rohkultur bereits beobachtet haben, und den wir bei Untersuchung solcher von Stickstoffverbindungen freien Lösungen wohl nie vermissen werden, das ist jener Iogenführende Spaltpilz, der zumal in den tieferen Schichten unserer Nährlösung haust, der erste frei im Boden lebende Spaltpilz überhaupt, bei dem man die Befähigung zur Stickstoffbindung nachgewiesen hat.[4])

Er erhält als Buttersäurebildner in Rohkulturen über *Azotobacter* das Übergewicht, wenn man nicht für Abstumpfung der Säure sorgt. Zumal in zuckerhaltigen Rohkulturen kann solche Buttersäuregärung so lebhaft werden, daß *Azotobacter* vollkommen unterdrückt wird. Auch kann man aus den Rohkulturen das *Azotobacter* dadurch ausschalten, daß man pasteurisierten Boden als Impfmaterial benutzt Dann sieht man, sobald die Buttersäuregärung einsetzt, Bakterienmassen auftreten,

1) Fischer, H., Verh. d. nat. V. f. Rheinland u. Westfalen, 1905, Bd. 62 S. 135.

2) Lipman, B. C. II, 1907, Bd. 19, S 318.

3) Löhnis, F. u. Westermann, F., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 234.

4) Winogradsky, S., Arch. d. sc. biol., St. Pétersbourg, 1895, t. 3, S. 297; Winogradsky, S., B. C. II, 1902, Bd. 9, S. 43.

die etwa die Form kleiner Kefirkörner haben und, wie die mikroskopische und kulturelle Analyse ergibt, aus mehreren Bakterienarten bestehen. In den klassischen Versuchen, die zum erstenmal in der geschilderten Weise durchgeführt wurden, konnten in diesen Körnchen drei sporenbildende Arten gefunden werden, unter diesen auch das Iogenbakterium. Es gelang, alle drei rein zu züchten und zu erweisen, daß von ihnen nur das letztgenannte Stickstoff binden kann. Seine Reinkultur gelang zuerst auf möglichst natürlichen Böden, z. B. Möhrenscheiben, die man im sauerstoffreien Raum hielt. Es zeigte sich somit als anaerober Buttersäuregärer. Züchtete man es in Lösungen, die keine

a *b*

Abb. 99.

a Clostridium Pasteurianum: sporentragende Spindeln. (Vergr. ca. 600.)
b Id. Ruhende Sporen mit der charakteristischen Sporenkapsel, daneben verschiedene Keimungszustände. (Vergr. ca. 600.)
Mikrophotographie.
Nach Winogradsky aus Lafars Hdb.

Spur gebundenen Stickstoff enthielten, z. B. nur phosphorsaures Kalium, schwefelsaures Magnesium und sorgfältig gereinigten Zucker, unter Ausschluß der Luft in einer Athmosphäre von ganz reinem Stickstoff, so vergor es diese Lösung lebhaft und band dabei freien Stickstoff; legte z. B. auf 1 Gramm vergorenen Zucker etwa 2 mg Stickstoff in seiner Körpersubstanz fest. In Rohkulturen, zu welchen die Luft und damit auch der Sauerstoff Zutritt hatte, schützten es offenbar jene beiden anderen Symbionten vor dem Sauerstoff, und gleiches gilt jedenfalls auch für die Bedingungen draußen in freier Natur.

Es erhob sich nun die Frage, ob dieser anaerobe Stickstoffbinder mit anderen schon früher gefundenen Buttersäurebakterien identisch sei oder nicht, eine Frage, die nur auf Grund eingehender morphologischer und physiologischer Untersuchungen beantwortet werden konnte. Das Mikroskop zeigte (vgl. Abb. 98 u. 99), daß es sich um einen stäbchen-

förmigen Spaltpilz handelte von reichlich 1 μ Dicke und gegen 2 μ Länge. Vor der Sporenbildung wurden die Zellen meistens spindelförmig umgestaltet, nahmen also Klostridienform an. Charakteristisch schien es, daß die reife Spore nicht frei wurde, sondern von der einseitig an einem Zellpol aufreißenden Mutterzellmembran dauernd umschlossen blieb. Die Keimung der Spore erfolgte polar, so zwar, daß das Keimstäbchen an dem Pol austrat, der der Öffnung der Mutterzellmembran zugewendet war. Durch dies morphologische Merkmal schien sich die Form von vielen anderen iogenführenden Spaltpilzen zu unterscheiden. In physiologischer Hinsicht war sie, abgesehen von dem Stickstoffbindungsvermögen, dadurch ausgezeichnet, daß sie nur bestimmte Kohlehydrate vergären konnte, z. B. Rohr-, Trauben-, Fruchtzucker, Dextrin, Inulin, nicht aber Stärke, Milchzucker, Mannit usw. Von Gärprodukten wurde außer Buttersäure und geringen Mengen anderer Säuren etwas Butylalkohol, an Gasen außer Kohlensäure Wasserstoff gebildet.

Alle diese auf Grund sehr exakter Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse schienen darauf hinzudeuten, daß eine neue Art vorliege, und so wurde sie denn mit dem Namen *Clostridium Pasteurianum* belegt.

Dieses *Clostridium* vermochte übrigens, ganz ebenso wie *Azotobacter*, auch von gebundenem Stickstoff zu leben, reichliche Zufuhr von Stickstoffverbindungen setzte die Assimilation des freien herab. Ward es längere Zeit in Lösungen gezüchtet, die viel gebundenen Stickstoff, z. B. Pepton, enthielten, so degenerierte es. Entzog man ihm den gasförmigen Stickstoff, etwa durch Kultur im Vakuum, und bot man ihm Ammonium als Stickstoffquelle, so wurde auch sein Verhalten gegenüber den Kohlenstoffquellen ein anderes als bei Zufuhr von freiem Stickstoff, es vermochte dann nur Rohr-, Traubenzucker oder Inulin zu verarbeiten. Bei Zufuhr von Pepton als Stickstoffnahrung vermochte es aber auch andere Kohlehydrate, z. B. Fruchtzucker u. a. m., zu vergären. Warum wir diese Tatsachen hier so eingehend mitteilen, wird nachher klar werden.

Die Frage nach dem Chemismus der Bindung freien Stickstoffs durch *Clostridium Pasteurianum* ist viel diskutiert worden. Es ist recht wahrscheinlich, daß der Stickstoff durch den im Stoffwechsel unseres Spaltpilzes freiwerdenden Wasserstoff sofort reduziert wird und derart in diejenige Verkettung mit diesem Elemente kommt, die ihm auch in den Eiweißkörpern eignet. Dann wäre Ammonium das erste Assimilationsprodukt des Stickstoffs, doch fehlen sichere Beweise für diese Annahme.

Das *Clostridium Pasteurianum* wurde in Rußland bei St. Petersburg, später auch in Frankreich, sowie an anderen Orten mehr oder weniger sicher festgestellt und mehr oder minder genau beschrieben. Schon sein Entdecker warf die Frage auf, ob wohl auch andere Bak-

terien die Befähigung zur Stickstoffbindung haben dürften. *Azotobacter* war ihm in seinen Rohkulturen zwar schon entgegengetreten, aber nicht weiter beachtet worden, weil ihm in seinen späteren Versuchen meist pasteurisierter Erdboden als Impfmaterial gedient hatte, in dem *Azotobacter* zugrunde gegangen und nur endospore Bakterien am Leben geblieben waren. Wohl aber fand er in Südrußland ein Buttersäurebildendes *Clostridium Wolhynicum*, das sich etwas vom *Cl. Pasteurianum* unterschied und Stickstoff binden konnte, nebenbei dann noch zwei weitere auf Kartoffelscheiben isolierte, iogenfreie Arten, denen diese Fähigkeit mit einem gewissen Vorbehalt zugeschrieben wurde. Bald wurde von anderer Seite in der Schweiz ein stickstoffbindendes *Clostridium* entdeckt, das aber zum Unterschied von *Cl. Pasteurianum* Mannit vergären konnte, und auch sonst fiel es verschiedenen Forschern nicht selten auf, daß Formen, die mit jenem offenbar nahe verwandt waren, Mannit als Energiematerial für die Stickstoffbindung verwerten konnten, z. B. Arten, die aus Ostseewasser gewonnen wurden. Da es sich dabei meistens um Rohkulturen handelte, konnte der Befund so gedeutet werden, daß der Mannit erst durch Begleitbakterien in Zucker überführt wurde, um dann dem *Clostridium* zu verfallen. Später wurden aus Marburger Bodenproben, sowie von der Oberfläche von Blättern fünf Buttersäurebildner (*Clostridium* $\alpha - \varepsilon$) isoliert und als Stickstoffixierer erkannt. In letzterer Hinsicht waren sie zum Teil etwas leistungsfähiger als *Cl. Pasteurianum*. Einen weiteren Fortschritt bedeutete dann die Entdeckung des *Cl. Americanum*[1]), einer aus amerikanischem Baumwollensaatmehl isolierten Art, die sich von *Pasteurianum* dadurch unterschied, daß ihr jene oben genannte Sporenkapsel fehlte, und in physiologischer Beziehung dadurch, daß sie Mannit, Milchzucker, Glyzerin verarbeiten konnte, ganz besonders aber dadurch, daß sie auch bei nicht strengem Abschluß des Sauerstoffs, im „offenen Kolben" Stickstoff zu binden vermochte. Auf die Ähnlichkeit dieser Art mit andern bisher nicht als Stickstoffbinder sicher erkannten Buttersäurebazillen (*Bac. mobilis non liquefaciens*) wurde hingewiesen. Beachtenswert war der Befund, daß die Fähigkeit zur Stickstoffbindung dieser Art nach Zucht auf Kartoffeln erst wieder künstlich beigebracht werden mußte, indem man sie in Medien kultivierte, die eine geringe, zur vollkommenen Vergärung der dargebotenen Kohlehydrate unzulängliche Gabe an gebundenem Stickstoff erhielten. Es wurde gefolgert, daß andauernde Zucht auf Medien, die genügend Stickstoffverbindungen enthielten, die Befähigung zur Bin-

1) Pringsheim, H., B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 795, 1908, Bd. 20, S. 248 u. 1909, Bd. 24, S. 488.

dung des freien Stickstoffs raubt und allmähliche Angewöhnung an Substrate, die arm an Stickstoffverbindungen sind, sie wieder hervorruft. Auch verdient die Angabe Beachtung, daß man das *Clostridium Americanum* daran gewöhnen kann, Kohlehydrate, die ihm unzugänglich sind, zu verwerten, indem man solche gemeinsam mit geringen Mengen anderer, ihm von vorneherein zugänglicher darbietet. Es wurden dann noch eine Anzahl weiterer ähnlicher Formen isoliert und bei dieser Gelegenheit die Hypothese ausgesprochen, daß vielleicht alle iogenführenden Buttersäurebakterien, die man auf gleiche Weise wie das *Cl. Americanum* einfangen kann, — nämlich auf unter Wasser gesetzten Kartoffelscheiben, — Befähigung zur Stickstoffbindung haben könnten.

So ging denn eine Zeitlang die Entwicklung der Erforschung dieser stickstoffbindenden Buttersäurebakterien dahin, daß man versuchte, verschiedene, deutlich unterscheidbare Arten derselben in morphologischer und physiologischer Hinsicht zu charakterisieren, bis der Rückschlag[1]) kam: Wie wir schon früher hörten, als von der Speziesabgrenzung die Rede war (S. 225), versucht der Forscher, der die *Clostidrien* α—ε beschrieben hatte (s. oben), nunmehr den Nachweis zu führen, daß die meisten iogenführenden Buttersäurebazillen, sei es, daß sie als Stickstoffixierer beschrieben waren oder nicht, ein und derselben Art angehören, d. h. bei genügend langer Zucht unter identischen Bedingungen ineinander überführt werden können. Er faßt sie, also auch das *Cl. Pasteurianum* und *Americanum*, unter dem alten Namen *Bacillus amylobacter* zusammen. Es gelang ihm, 27 Stämme, die in der Literatur unter verschiedenen Namen gehen, zu vereinigen. U. a. soll auch jener iogenhaltige Zerstörer der Pektinstoffe (S. 382) mit *Cl. Pasteurianum* und *Cl. Americanum* identisch sein, nicht aber iogenfreie, anaerobe Arten, wie z. B. der Fäulniserreger *Bac. putrificus*, der Erreger des Rauschbrands u. a., was allerdings auch gar nicht zu erwarten war.

Alle diese 27 Stämme sollen freien Stickstoff binden, doch ist das Stickstoffbindungsvermögen sehr labil, kann aber stets durch das Mittel der Kultur auf Bodenproben wieder angezüchtet werden. Man[2]) hat die Ansicht verfochten, daß es sich dabei um die von uns schon genannte günstige Wirkung geringer im Boden vorhandener Mengen gebundenen Stickstoffs auf die Fixierung des freien Stickstoffs handle (vgl. oben bei *Cl. Americanum*), wahrscheinlicher aber ist es, daß die Erklärung in ähnlicher Richtung zu suchen ist wie beim *Azotobacter* (S. 505). Die günstige Wirkung des Bodens auf die Stickstoffbindung der Stämme des *Bac. amylobacter* erweist sich als nachhaltig, denn sie sollen durch Zucht

1) Bredemann, G., B. C. II, 1909, Bd. 23, S. 235. 2) H. Pringsheim.

auf Bodenproben dazu befähigt werden, nachher die Stickstoffbindung auch in bodenprobenfreien Nährlösungen kräftig auszuüben.

Wenn diese 27 Stämme sich teils durch Nichtbeweglichkeit, teils durch Fehlen einer Sporenhülle vom *Cl. Pasteurianum* unterscheiden, so sollen diese morphologischen Merkmale nicht hinreichend konstant sein, um zur Unterscheidung von Arten zu dienen (S. 219 und 259), und gleiches soll von ernährungsphysiologischen Unterscheidungsmerkmalen gelten. Die sehr mühevollen Untersuchungen die zu diesen Ergebnis geführt haben, verleihen ihm einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, immerhin wird der unbefangene Kritiker doch darauf hinweisen müssen, und das ist auch geschehen,[1]) daß angesichts der so eingehenden Untersuchungen, welche der Entdecker des *Cl. Pasteurianum* über die Beziehungen dieser Art zu den verschiedensten Kohlenhydraten angestellt hat, die Frage noch genauerer Bearbeitung bedarf, ob wirklich das Vermögen aller dieser 27 Stämme, verschiedene Kohlehydrate zu vergären, identisch ist, bzw. durch geeignete Zucht identisch gemacht werden kann; das geht aus den heute vorliegenden Versuchsergebnissen noch nicht mit der wünschenswerten Sicherheit hervor. Die Resultate der neueren Forschung, die wir früher (Kap. VIII) kennen gelernt haben, welche die Erwerbung des Vergärungsvermögens bestimmter Kohlehydrate durch *Bact. coli* und Verwandte beweisen, dürften allerdings zugunsten der Meinung sprechen, daß das Verhalten auch des *Bac. amylobacter* gegenüber Kohlehydraten eine teilweise labile Eigenschaft ist. — Ein Punkt aber bedarf noch der besonderen Erörterung: *Cl. Pasteurianum* gilt als streng anaerob, *Americanum* nicht, wie ist damit das Zusammenziehen zu einer Art zu vereinen?

Entweder damit, daß auch das Verhalten gegenüber dem freien Sauerstoff eine variable Größe ist, vgl. dazu die Ausführungen im Kap. IX, S. 270. Eine andere Erklärung aber gibt der Forscher, welcher die erwähnten 27 Stämme zu einem zusammenziehen will; er meint, daß auch im „offenen Kolben", zumal bei reichlicher Einsaat, Bedingungen für die Entwicklung „anaerober" Arten gegeben seien, da die nicht große Sauerstoffmenge, die in der Nährlösung enthalten ist, sich auf viele Zellen verteilt. Welche Anschauung nun zutrifft, wird ein Außenstehender kaum entscheiden können.

* * *

Azotobacter chroococcum einerseits, *Bac. amylobacter* in der Form *Clostridium Pasteurianum* andererseits sind diejenigen frei im Boden

1) Behrens, J., Ztsch. f. Bot. 1909, Bd. 1, S. 730.

lebenden, stickstoffbindenden Bakterien, die rücksichtlich dieser Funktion am genauesten untersucht worden sind. Wir wenden uns nun der Frage zu, ob man noch andern freilebenden Bakterien die gleiche Befähigung zuschreiben darf. Da müssen wir zunächst ein Wort sagen über jene Begleitbakterien, die in stickstoffbindenden Rohkulturen neben *Azotobacter* und *Clostridium Pasteurianum* fast stets auftreten, und von denen man, wie schon erwähnt, früher annahm, daß *Azotobacter* durch Mischkultur mit ihnen zur kräftigen Stickstoffbindung angeregt werde. Als solche Begleitbakterien, die, wie erinnerlich sein wird, für die Kahmhautbildung in Rohkulturen wesentlich sind, sei zuerst *Bact. lactis aerogenes*[1]) genannt, eine Art, die mit dem den Medizinern vertrauten *Bact. pneumoniae* durch Übergangsformen verbunden sein soll. Ferner trafen fast alle Forscher, die sich mit *Azotobacter*-Rohkulturen abgaben, darin ein Stäbchen, das bei geeigneter Ernährung, z. B. bei Mannitzufuhr, reichlich Schleim bildet und dessen Zellen die Eigenheit haben, sich sternförmig zu gruppieren, weshalb ihnen der Namen *Bact. radiobacter*[1]), gegeben wurde. Es handelt sich um kleine, meist bewegliche Stäbchen, die auf jenem an Stickstoffverbindungen armen Agar, auf dem man *Azotobacter* rein züchten kann, durchsichtige tröpfchenförmige Kolonien bilden. Es soll, abgesehen von seiner Beweglichkeit, dem *Bact. lactis viscosum* gleichen.[2]) Es ist begabt mit Denitrifikationsvermögen, und so wurde auch die Meinung ausgesprochen, daß es dem *Azotobacter* u. U. freien Stickstoff, den es aus Salpeter abspaltet, zur Verfügung stellt. So sei die Vergesellschaftung dieser beiden Formen in Rohkultur, die sich aus dem gemeinsamen Vorkommen beider an natürlichen Standorten erklärt, verständlich zu machen.

Außerdem wird als Begleitbakterium beschrieben eine Form, die auf *Azotobacter*agar dünne, irisierende, unregelmäßig umrandete Häute bildet und auch sehr häufig als Verunreinigung der *Azotobacter*kolonien selbst (vgl. S. 501) erscheint. Es sind äußerst kleine Stäbchen. Vielleicht ist identisch mit dieser Art eine andere, schon früher als *Bact. molestum*[3]) bezeichnete, da sie dem Forscher durch Verunreinigung der Azotobakterkolonien lästig fallen kann, möglicherweise ist aber *Bact. molestum* auch mit *radiobacter* identisch.[4])

Wenn wir diese verschiedenen Arten ausführlicher, als vielleicht notwendig zu sein scheint, besprochen haben, so hat das seinen Grund darin, daß sie alle nach Ansicht einiger Forscher ebenfalls zur Bindung

1) Beijerinck, M. W., a. a. O.
2) Löhnis, F., B. C. II, 1905, Bd. 14, S. 582.
3) Thiele, A., B. C. II, 1908, Bd. 16, S. 557.
4) Löhnis, F., u. Pillai, B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 781.

des gasförmigen Stickstoffs befähigt sind und in 100 ccm dextrosehaltiger, mit Phosphaten und Bodenauszügen, aber keinen weiteren Stickstoffverbindungen versetzter Lösungen etwa 3—4 mg Stickstoff in Bindung festlegen. Das konnte aber durch neue Untersuchungen, jedenfalls für *Bact. molestum* und *Bact. radiobacter*, nicht bestätigt werden, und auch Mischkulturen von *Bact. radiobacter* und *Bact. molestum* mit *Azotobacter* banden nicht mehr Stickstoff als gleichzeitig angesetzte Reinkulturen des letzteren.[1]) Erneutes Studium dieser Fragen ist erwünscht.

Neuerdings[2]) wird nun aber auch *Bac. asterosporus* als ein den freien Stickstoff bindender Spaltpilz angesprochen; in Nährlösungen, die Zucker als Kohlenstoffquelle und die üblichen, stickstofffreien Nährsalze enthielten, band er auf 1 g verbrauchte Dextrose 1 bis 3 mg Stickstoff. Diese Tatsache ist bei der weiten Verbreitung dieser Form von großem Interesse. Auch ihr soll die Befähigung zur Stickstoffbindung verloren gehen können, und durch „Bodenpassage" soll sie wieder zu regenerieren sein. Die Bodenpassage wird so durchgeführt, daß man Material von dem Spaltpilz auf durchfeuchteten Boden, wo er Sporen bildet, aussät und ihn auf diesem wochenlang beläßt. Der Boden kann während dieser Zeit vollkommen austrocknen, dann wird dieser sporenhaltige Boden als Impfmaterial für Lösungen, die frei von Stickstoffverbindungen sind, benutzt. Solches aufgefrischte Material bindet auch in humusfreien Lösungen den freien Stickstoff kräftig. *Bac. asterosporus* ist, wie wir wissen, im Gegensatz zum *Azotobacter* und zum *Bac. amylobacter* eine Art mit sehr weiter Sauerstofflatitude (S. 267), würde also eine ganz besonders gut geeignete Form sein, um den Einfluß der Sauerstoffspannung auf das Maß der Stickstoffbindung festzustellen und zugleich auch zu ermitteln, ob der Chemismus der Stickstoffbindung, über den wir, wie oben ausgeführt wurde, nichts wissen, bei Sauerstoffabwesenheit ein anderer ist als bei Sauerstoffzutritt. Systematische Versuche mit solcher Fragestellung liegen bis jetzt noch nicht vor. Man hat nur soviel gefunden, daß *Bac. asterosporus* sowohl bei Zucht im „offenen Kolben" als auch bei Kultur im Stickstoffstrom freien Stickstoff bindet, und zwar in beiden Fällen annähernd die gleiche Menge. Zur Erlangung durchsichtiger Ergebnisse über die Abhängigkeit der stickstoffbindenden Kraft der Zellen vom Sauerstoffzutritt müßte natürlich auch festgestellt werden, inwieweit die Zellneubildung vom Sauerstoffzutritt beeinflußt wird, m. a. W. es müßten Zellzählungen mit der Bestimmung der Stickstoffbindung kombiniert werden. — Daß *Bac. asterosporus* bei Zufuhr

1) Krzeminiewski, S., a. a. O. (vgl. S. 501).
2) Bredemann, G., B. C. II, 1908, Bd. 22, S. 44.

von Stickstoffverbindungen auch diese verarbeitet und zum Aufbau verwertet, braucht nach allem, was oben gesagt worden ist, nicht erst betont zu werden.

Es sind nun noch einige aus fernen Gegenden stammende, stickstoffbindende Bakterien zu nennen. Auf der Insel Krakatau in der Sundastraße wurde gefunden *Bact. Krakataui*,[1]) ein Befund, der pflanzengeographisches Interesse hat. Nach der Zerstörung der Vegetation dieser Insel durch den allbekannten Vulkanausbruch im Jahr 1883 wandte man sich dem Studium der ohne menschliches Zutun erfolgenden Wiederbesiedelung dieser Insel mit Pflanzen zu und fand, daß zuerst blaugrüne Algen auftraten. Vielfach hat man diesen Befund in Beziehung gesetzt zu der vermeintlichen, jedenfalls ganz unbewiesenen Befähigung dieser Algen zur Bindung des Stickstoffs. Man glaubte, daß sie durch ihre Kohlensäureassimilation einerseits, durch Schaffung von Stickstoffverbindungen andererseits zu Pionieren für eine neue Vegetation würden. Nach allem, was wir jetzt wissen, liegen die Dinge aber so, daß Bakterien auch hier als erste Bildner von Stickstoffverbindungen auftreten, vielleicht in loser Symbiose oder wohl besser Metabiose mit blaugrünen Algen, die ihnen die Kohlenstoffverbindungen, deren sie nicht entraten können, liefern (S. 506). Und als solch stickstoffbindendes Bakterium würde eben das obengenannte *Bact. Krakataui* in Betracht kommen, in seiner Tätigkeit allerdings wohl stark unterstützt durch atmosphärische Prozesse, tropische Gewitter, bei welchen jedenfalls große Mengen von Stickstoff gebunden und niedergeschlagen werden. Leider waren die Mengen Stickstoff, welche dieser Spaltpilz band, nur sehr gering. *Azotobacter* war auf der Insel Krakatau nicht nachweisbar.

Weitere Studien über bakterielle Stickstoffbindung in den Tropen sind auf Java ausgeführt worden. Dort ist zunächst *Azotobacter* anzutreffen, und zwar in einigen aus Westjava stammenden Bodenproben; in den östlichen Teilen fehlt es, und an seine Stelle treten andere Formen. Es handelt sich um mehrere, fakultativ anaerobe Arten, von denen drei, ein Mikrokokkus, ein bewegliches und ein unbewegliches Stäbchen, leidlich genau beschrieben werden. Sie binden in 200 ccm einer 2 prozentigen Mannit- oder Zuckerlösung 0,9 bis 3,5 mg Stickstoff.[2]) In Reisfeldern Indiens, in denen *Azotobacter* nicht anzutreffen war, hat man einen *Bac. malabarensis*, daneben einen *Micrococcus sulfureus* gefunden, welche Stickstoff fixieren.[3])

Wir zählen endlich noch eine Zahl von Arten aus unserer Heimat

1) Kruyff, E. de, Ref. im Bot. Ztb. 1907, Bd. 105, S. 665.
2) Kruyff, E. de, B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 54.
3) Löhnis, F., u. Pillai, K. N., B. C. II., 1907, Bd. 19, S. 87.

auf, die zum Teil mehr nebenbei auf ihre Befähigung zur Stickstoffassimilation untersucht wurden und bei denen positive Ergebnisse zu verzeichnen waren, die aber durch eingehende Untersuchungen nachgeprüft werden müssen. Von *Bac. oxalaticus* wurde es schon vor längerer Zeit angegeben, daß er Stickstoff bindet, neuerdings auch von dem aus Leipziger Boden isolierten *Bac. Danicus.*[1]) Ferner soll *Bact. turcosum*, ein nach seinen türkisgelben Kolonien so genannter Wasserbazillus, und sogar auch *Bact. prodigiosum* Stickstoff binden können, nicht aber u. a. *Bact. coli* und *fluorescens.*[2])

Besonderes Interesse verdient schließlich die Mitteilung, daß auch thermophile, bisher nur in Rohkultur bei 61 Grad gezüchtete Bakterien freien Stickstoff binden, und zwar zeigte sich ein Gewinn von $3\,^1/_2$ mg gebundenem Stickstoff auf 1 g verbrauchten Traubenzucker.[3])

Wie sich nun auch auf Grund späterer, eingehenderer Forschungen der Anteil der obengenannten Arten an der Fixierung des freien Stickstoffs wird feststellen lassen, soviel ist sicher, daß jedenfalls an vielen Stellen, an welchen überhaupt Bakterienwachstum möglich ist, auch Stickstoffbindung stattfinden kann. Voraussetzung dafür ist nur, daß zulängliche Stoff- und Kraftquellen in Form von Kohlenstoffverbindungen zugegen sind, und ferner wohl auch, daß ein gewisses Mißverhältnis dieser zu den Stickstoffverbindungen, und zwar zu ungunsten der letzteren vorliegt. Sahen wir doch, daß Gegenwart von reichlichem gebundenem Stickstoff geeignet ist, die Fixierung des freien Stickstoffs herabzusetzen. Ob das auch für alle natürlichen Standorte zutrifft, wissen wir freilich nicht.

* * *

Ist nun aber die Gegenwart organischer Kohlenstoffverbindungen für die Stickstoffbindung unter allen Umständen erforderlich, oder ist es denkbar, daß außer den mehr oder weniger gut bekannten, heterotrophen, stickstoffbindenden Bakterien auch autotrophe existieren? Dieser Möglichkeit stehen theoretische Bedenken nicht im Wege, und es ist auch schon zu Beginn dieses Kapitels gesagt worden, daß ein Forscher autotrophe, stickstoffbindende Spaltpilze beobachtet haben will, welche sich durch Oxydation des freien Stickstoffs zu Salpetersäure die Energie zur Stickstoffbindung und zur Kohlensäureassimilation ver-

1) Löhnis, F. u. Pillai, K., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 87 u. 1908, Bd. 20, S. 781.

2) Löhnis, F., u. Westermann, F., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 234. Löhnis, F., u. Suzuki, S., B. C. II, 1911, Bd. 30, S. 644.

3) Pringsheim, H., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 23.

schaffen sollen.[1]) Näheres ist darüber bis jetzt nicht bekannt geworden, so daß es sich erübrigt, weiter darauf einzugehen. Anhangsweise sei noch erwähnt, daß einige eigene Versuche gezeigt haben, daß wasserstoffoxydierende Spaltpilze (S. 454) offenbar nicht zur Bindung des freien Stickstoffs befähigt sind.

Sind somit alle bisher genauer bekannt gewordenen stickstoffbindenden Bakterien heterotroph, so ist der Nachweis um so wichtiger, daß auch solche organische Stoffe, die ihnen als Energiematerial nicht direkt zugänglich sind, weil sie die zu ihrer Verarbeitung nötigen Enzyme nicht bilden können, doch indirekt, d. h. in Mischkulturen, von ihnen verwertet werden können. Man kennt keine stickstoffbindenden Bakterien, welche Agar, d. h. die Zellwandsubstanz der Rotalgen, oder welche Zellulose zu verarbeiten vermögen. Züchtet man sie aber in stickstofffreien Nährlösungen bei alleiniger Zufuhr der genannten Kohlenstoffverbindungen gemeinsam mit anderen Bakterien, die diese letzteren verwerten können, den freien Stickstoff aber nicht, so entwickeln sich solche Mischkulturen: Der eine Spaltpilz verwandelt die genannten Kohlenstoffverbindungen in andere lösliche Produkte, nämlich Zuckerarten, die den Stickstoffbindern als Kohlenstoffquelle dienen; diese binden nun Stickstoff, und die so entstehenden Verbindungen benutzen jene anderen Bakterien als Stickstoffquelle. Man kann hier von Symbiose reden, denn derjenige Spaltpilz, welcher die genannten Kohlenstoffverbindungen löst, bewirkt dies, wie wir wissen, durch Ektoenzyme, die er während seines Lebens nach außen abgibt. Ob andererseits der stickstoffbindende Spaltpilz schon im Leben gebundenen Stickstoff abgibt, ist, wie oben (S. 507) ausgeführt, sehr zweifelhaft. Vielleicht tritt gebundener Stickstoff stets nur aus toten Zellen aus; falls dies letztere zutrifft, wäre eine derartige Mischkultur sozusagen ein Produkt aus Symbiose und Metabiose.

Solche Mischkulturen hat man z. B. derart angesetzt, daß man Lösungen, welche frei von Stickstoffverbindungen waren, versetzte mit Agar-Agar[2]) als einziger Kohlenstoffquelle und beimpfte mit *Bacterium gelaticum* (S. 383) behufs Hydrolyse des Agars und mit *Clostridium Americanum* oder mit *Azotobacter* behufs Bindung des Luftstickstoffs. Es zeigte sich, daß die sich entwickelnde Spaltpilzvegetation zwischen 7 und 24 mg Stickstoff auf 1 g verarbeiteten Agar-Agar zu binden vermochte. In anderen Mischkulturen wurden zelluloselösende und stickstoffbindende Formen zusammengeführt.[3]) So z. B. *Bacillus methanigenes*

1) Kaserer, H., Ref. im B. C. II, 1908. Bd. 20, S. 170.

2) Pringsheim, H., u. Pringsheim, E., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 227.

3) Pringsheim, H., B. C. II, 1909. Bd. 23, S. 300 u. B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 222

(S. 380) mit *Clostridium Americanum;* hier wurden 10 mg Stickstoff auf 1 mg verarbeiter Kohlenstoffverbindung gebunden, oder *Bacillus fossicularum* mit *Clostridium Americanum*, wobei 8 mg fixiert wurden. Wurde *Bacillus methanigenes* mit *Azotobacter* in zellulosehaltigen Lösungen vereint gezüchtet, so ergab sich ein Gewinn an gebundenem Stickstoff, der 4,5 mg betrug. *Clostridium Americanum* arbeitet hiernach, wie es scheint, in solchen Mischkulturen sogar ökonomischer, als wenn ihm direkt gelöste Kohlehydrate geboten werden; bei Zufuhr von Traubenzucker bindet es nämlich nur $1^1/_2$ mg Stickstoff auf 1 g verarbeitete Kohlenstoffverbindung. Doch könnte das erst nach Kenntnisnahme des Verlaufs der Stickstoffbindung während der ganzen Versuchsdauer mit Sicherheit gesagt werden (vgl. S. 504). Um das erste Anwachsen solcher Mischkulturen zur erleichtern, empfiehlt es sich, außer Zellulose eine Spur Zucker darzubieten.[1])

Es erhebt sich nun noch von selbst eine Frage, die wir nur kurz streifen wollen: Ob es abgesehen von den Bakterien noch andere, freilebende Mikroorganismen gibt, welche gasförmigen Stickstoff binden können. Schon oben haben wir betont, daß trotz mancher gegenteiliger Angaben diese Befähigung bei keiner Alge, weder einer grünen, noch blaugrünen, noch sonstwie gefärbten nachgewiesen werden konnte, und auch die Frage, welche höhere Pilze das Vermögen zur Stickstoffbindung haben, ist noch im vollsten Fluß. Zunächst wird immer wieder behauptet, daß gewöhnliche Schimmelpilze, z. B. der Pinselschimmel oder der Gießkannenschimmel, und manche andere diese Fähigkeit besitzen; zumal dann, wenn man sie bei anfänglicher Zugabe von geringen Mengen einer Stickstoffverbindung züchtet, sollen sie nach deren Verwertung sich der Assimilation des freien Stickstoffs zuwenden. Wenn wir diese Angaben mit einigem Zweifel entgegennehmen, so liegt das großenteils daran, daß die Untersuchungsmethoden meistens nicht genau genug angegeben werden, damit man sich ein sicheres Urteil über ihre Zuverlässigkeit bilden kann. Auch von anderen Pilzen wird Stickstoffixierung angegeben, z. B. von dem Pilz, der in den Früchten des Taumellolches vorkommt, von gewissen im Moorboden vorkommenden Formen, die vielleicht mit Heidekrautwurzeln vereint leben, also Mykorrhizenpilze sind (vgl. Schluß des Kapitels). Endlich auch von gewissen Pilzen, die zumal auf gefallenem Laub in Wäldern vorkommen.

1) Nachtr. Anm. Koch, A., u. Seydel, S., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 567 weisen nach, daß *Azotobacter* die Zellobiose, ein aus Zellulose durch Einwirkung von Schwefelsäure und Essigsäureanhydrid entstehendes Kohlehydrat, nicht direkt verwerten kann, wohl aber Spaltungsprodukte derselben, wenn es mit Zellobiose hydrolysierenden Bakterien in Mischkultur gezogen wird.

Auf solchem Laub nach stickstoffbindenden Organismen zu suchen, war ein glücklicher Gedanke, liegt doch hier ein Material vor, das reich an Kohlenhydraten, verhältnismäßig arm an Stickstoffverbindungen ist, also Material, das die geeignetste natürliche Stätte zur Bindung des Stickstoffs sein dürfte. Man hat nun behauptet, daß im toten Laub sich stets stickstoffbindende Bakterien vorfinden, und daß das zutrifft, unterliegt wohl auch keinem Zweifel. Andererseits wird aber ausgeführt, daß es im Laub vorwiegend höhere Pilze seien, die dies Geschäft besorgen. Neuere Untersuchungen müssen diese Frage zu fördern suchen, und alle Angaben über Stickstoffixierung durch Nichtbakterien müssen nachgeprüft werden unter Verwendung der Methoden, mittels welcher man bei Bakterien die besten Erfolge erzielt hat, z. B. der Zufuhr von Humusstoffen.[1])

* * *

Wir kommen nun auf jene Bakterien zu sprechen, die im Inneren der Wurzeln höherer Pflanzen leben und daselbst gasförmigen Stickstoff in Bindung überführen, die sog. *Knöllchenbakterien der Leguminosen* und einiger anderer Pflanzenfamilien. Es handelt sich hier um eines der am meisten bearbeiteten Gebiete der ganzen Bakteriologie, und wir beschränken uns auf Hervorhebung der wichtigsten Tatsachen.[2]) Worauf es im wesentlichen ankommt, ist ganz allgemein bekannt: Zieht man Leguminosen, z. B. eine Kleepflanze, aus dem Boden heraus, so findet man die Wurzeln besetzt mit einer größeren oder geringeren Zahl von Knöllchen, die je nach der vorliegenden Art und je nach den Lebensbedingungen verschiedene Gestalt und Größe besitzen. Sie dürfen als Gallen bezeichnet werden, denn ähnlich wie Pflanzengewebe durch Insekten veranlaßt werden, solche Gallen zu erzeugen, wird das Gewebe der Wurzeln zur Ausbildung solcher Knöllchen dadurch angeregt, daß Bakterien aus dem Boden durch die Wurzelhaare bis in das Innere der Wurzelrinde eindringen (Abb. 100). In Form eines sog. Infektionsfadens, d. h. einer Zooglöa

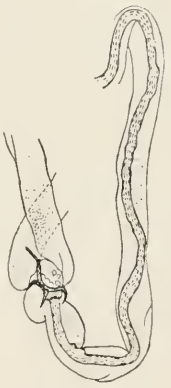


Abb. 100. Wurzelhaar von *Pisum sativum* mit Infektionsfaden. Nach Prazmowski aus Lafars Hdb.

1) Weitere Angaben in Kap. XIX; Nachtr. Anm. Vgl. Rahel, G., Jahrb. f. wiss. Bot., 1912, Bd. 49, S. 579.

2) Vgl. besonders auch über die geschichtliche Entwicklung der Frage: Hiltner, L., in Lafars Hdb. Bd. 3, S. 24.

von schlauchartiger Ausbildung, die sich mehrfach verzweigen kann, dringen sie unter lebhafter Vermehrung vor (Abb. 101). Sind sie auf diese Weise bis in die innersten Rindenschichten gelangt, so werden sie aus dem Infektionsschlauch frei, erfüllen die Zellen und regen sie zu lebhafter Teilung an; so entsteht das Knöllchen, das an Größe zunimmt und die äußere Rinde sprengt; in den Zellen des Knöllchens vermehren sich nunmehr die Bakterien weiter und nehmen die Gestalt sog. „*Bakteroiden*", von denen gleich die Rede sein wird, an. Schneidet man ein solches Knöllchen quer durch und betrachtet man eine Spur des von der Schnittfläche abgeschabten Inhalts unter dem Mikroskop, so findet man, daß die Zellen voll gefüllt sind mit Unmassen kleiner Bakterien von mehr oder minder unregelmäßiger Gestalt.

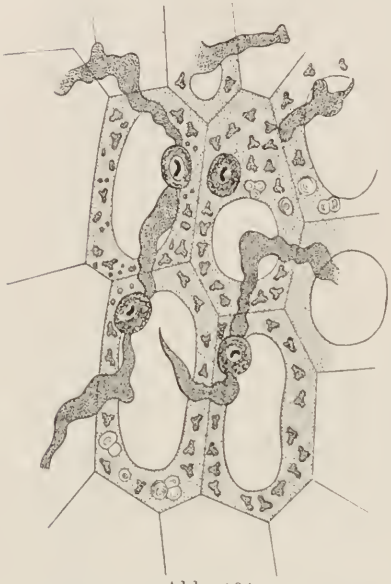


Abb. 101.
Bakteroidengewebe von *Lathyrus silvestris*, Waldplatterbse.
(Vergr. 400.)
Nach Beijerinck aus Lafar, Mykologie.

Nach mannigfachen Irrwegen kam man, geleitet durch die Erfahrungen der praktischen Landwirte, endlich zur richtigen physiologischen Deutung der Tatsachen: Die Bakterien in den Knöllchen sind imstande, den freien Stickstoff zu assimilieren, aber nicht nur sie, sondern auch die Leguminosenpflanze, in deren Wurzeln sie eindrangen, zehrt von diesen Stickstoffverbindungen, welche endlich auch in den Samen der Leguminosen niedergelegt werden. Damit stimmt die bereits aus dem Altertum[1]) überlieferte Erfahrung der Landwirte, daß Leguminosen nicht mit Stickstoffverbindungen gedüngt zu werden brauchen. Das gilt für den Fall, daß sie in der Lage sind, solche Wurzelknöllchen auszubilden, und dieses wiederum ist dann der Fall, wenn die richtigen Knöllchenbakterien in dem Boden, in dem die Pflanzen wurzeln, zugegen sind. Sterilisiert man den Boden und sorgt man dafür, daß keine Knöllchenbakterien in denselben eindringen können, die etwa am Samen selbst saßen, so wächst die Pflanze ohne Knöllchen, kann aber nunmehr nicht ohne Zufuhr gebundenen Stick-

1) Vgl. z. B. Rossi, Gino de, B. C. II, 1907, Bd. 18, S. 289.

stoffs auskommen, verhält sich also wie irgendeine Nicht-Leguminose, etwa eine Getreideart, die der Landwirt bekanntlich mit Stickstoffdüngung versehen muß. Chemische Analysen ergeben auf das bestimmteste, daß in den Knöllchen eine Bildung von Stickstoffverbindungen auf Kosten des atmosphärischen Stickstoffs, welcher aus der Bodenluft ins In-

Abb. 102.

Düngungsversuche mit Erbsen.

0: ungedüngt. *KP*: mit Aschenbestandteilen gedüngt. *KPS*: mit Aschenbestandteilen und Stickstoff gedüngt.

Wie ersichtlich, bedürfen die Erbsen infolge des Zusammenlebens ihrer Wurzeln mit Knöllchenbakterien der Stickstoffdüngung nicht.

Nach Wagner, aus Lafars Hdb.

nere der Knöllchen eindringt, stattfindet, sodann auch, daß diese Bindung ausschließlich in den von Bakterien bewohnten Knöllchen, nicht aber in anderen Teilen der Leguminose vor sich geht. Daß die Knöllchen nur für die Zufuhr von Stickstoffverbindungen und nicht auch anderen Nährstoffen sorgen, zeigt die Erfahrung, daß die Leguminosen auf den

Feldern die Düngung mit anderen Nährstoffen, Kalium, Phosphorsäure, Kalk ebenso nötig haben wie andere Kulturpflanzen (Abb. 102).

Versucht man nun die Knöllchenbakterien außerhalb der Leguminosenwurzel zu züchten, so gelingt dies außerordentlich leicht, z. B. dann wenn man sie auf Agarnährboden bringt, denen man etwas Abkochung von Wurzeln, Stengeln oder Blättern derjenigen Pflanze zuführt, der die Bakterien entstammen. Man findet dann, daß sie streng aerob sind; ihre Kolonien werden mit dem Agar aufliegenden Stearintröpfchen verglichen. An die ersten gelungenen Kulturversuche schlossen sich nun eine Reihe von Versuchen an, die den Nachweis bezweckten, daß es sich tatsächlich um stickstoffbindende Bakterien handle. Doch sind bisher alle Anstrengungen, Stickstoffbindung solcher Reinkulturen nachzuweisen, noch recht unbefriedigend gewesen. Man kann sich bei Durchsicht der Literatur des Gedankens nicht erwehren, daß, wenn überhaupt einige, so nur die wenigsten der überaus zahlreichen Versuche, welche die Stickstoffixierung dartun sollen, wirklich überzeugende Kraft in sich tragen. Aus der unübersehbaren Zahl von Versuchen, die vorliegen, nenne ich nur den folgenden: 100 ccm Bodenextrakt, in welchem phosphorsaures Kalium und 1% Traubenzucker gelöst war, wurde mit den Reinkulturen von Knöllchenbakterien, zum Teil von Klee, zum Teil von der Saatwicke stammend, geimpft und in vollkommen reiner Luft gehalten. Nach drei Wochen waren etwas mehr als 3 mg Stickstoff festgelegt worden.[1]) Von verschiedenen Seiten ist behauptet worden, daß bei Zusatz geringer Mengen eiweißartiger Nährstoffe die Stickstoffbindung in solchen Kulturen besser nachweisbar sei. Doch auch das dürfte noch nicht sicher gestellt sein. Wie vereinbart sich nun dies zweifelhafte Resultat mit der nachweislich so starken Stickstoffbindung, die innerhalb der Knöllchen ganz zweifellos stattfindet? Da sind mehrere Hypothesen ausgesprochen worden: die einen Forscher glauben, daß die Knöllchenbakterien innerhalb der Knöllchen jenes Maß der Sauerstoffspannung finden, welches für die Zwecke der Stickstoffbindung geeignet sei; auch wurde die Meinung vertreten, daß die Bakterien in der Wurzel vollkommen anaerob lebten, indem das lebende Protoplasma der knöllchenführenden Wurzelzellen ihnen den Sauerstoff gänzlich entzöge und daß sie nur unter solchen Umständen, ähnlich den anaeroben, freilebenden, stickstoffbindenden Bakterien den Stickstoff fixierten. Das würde aber die weitere Hilfshypothese nötig machen, daß die außerhalb der Leguminose in Reinkultur streng aeroben Knöllchenbakterien innerhalb derselben aus

1) Löhnis, F. u. Pillai, K., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 781.

irgendwelchen unbekannten Gründen des freien Sauerstoffs entraten könnten. Wahrscheinlicher ist es wohl, daß die Bakterien innerhalb der Wurzel irgendwelche speziellen Ernährungsbedingungen vorfinden, die auf sie einwirken, ähnlich wie Humusstoffe auf das *Azotobacter*, und sie zur energischen Bindung des Stickstoffs befähigen. Nähere Untersuchungen müssen diese Frage noch aufklären.

Beobachten wir nun unsere Bakterienreinkulturen unter dem Mikroskop, so sehen wir, daß es sich um kleine Stäbchen handelt. Unter geeigneten Kulturbedingungen, bei Zufuhr bestimmter Stoffe können wir auch eigenartige Umwandlungen ihrer Gestalt wahrnehmen, Umwandlungen, welche, wie wir schon hörten, in den Knöllchen, falls diese normal ausgebildet sind und Stickstoff fixieren, regelmäßig aufzutreten pflegen: die Bildung der sog. „Bakteroiden“ (Abb. 103). Die Zellen werden dabei größer, blähen sich unregelmäßig auf, verzweigen sich wohl auch, treiben kleine Aussprossungen usw. Im Inhalt treten Stoffe auf, die sich auf Jodzusatz intensiv braunrot färben. Was hat nun diese Bakteroidenbildung für eine Bedeutung? Während man früher annahm, daß es sich um eine durch die Leguminose bewirkte krankhafte Umbildung der Bakterien handle, und daß die Bakteroiden bald nach ihrer Entstehung von der Leguminose gelöst würden und so deren stickstoffhaltige Inhaltsstoffe der Leguminose zugute kämen, neigt man neuerdings[1]) der gleichfalls noch unbewiesenen Ansicht zu, daß diese Bakteroiden nicht verdaut werden, vielmehr noch im lebenden Zustand von der Wurzel ausgenützt werden, indem Teile ihres Inhalts durch die Bakterienzellwand nach außen hindurchtreten und von der Leguminose verwertet werden sollen. Gestützt wird diese Meinung unter anderm dadurch, daß jene mit Jod reagierenden Inhaltmassen in den Bakteroiden sich ansammeln, falls aus irgendwelchen Gründen ihre Ausnützung

Abb. 103.
Entwicklung von Bakterien zu Bakteroiden; aus dem Teilungsgewebe eines Wurzelknöllchens der Saatwicke. (Vergr. 700.)
Nach Beijerinck aus Lafar, Mykologie.

1) Vgl. dazu und zu den folgenden Ausführungen: Hiltner, L., in Lafars Hdb., Bd. 3, S. 24.

durch die Pflanze unterbleibt. Während nach der ersteren Auffassung die Bakteroiden lediglich Involutionsformen sind, die dem baldigen Tod verfallen, dürfen wir sie nach der zweiten Auffassung eher als Wuchsformen besonderer Art bezeichnen, d. h. von der Norm abweichende Formen, welche durch die besonderen Lebensbedingungen hervorgerufen werden und in diesem Fall diejenige Form darstellen, in welcher die Bakterien der Stickstoffbindung obliegen.

Wie soll man nun das gegenseitige Verhältnis zwischen Bakterien und Leguminose benennen? Früher nannte man es Symbiose, stellte sich also vor, daß stets beide Konsorten Nutzen daraus zögen: Die Bakterien erhalten Behausung und organische Kohlenstoffverbindungen; man kann in der Tat nachweisen, daß in dem Knöllchen sich von der Leguminose gebildete Stärke ansammelt, welche dann den Bakterien als Nahrung verfällt. Die Leguminose erhält als Gegengabe gebundenen Stickstoff, schließlich aber wandelt sich diese Symbiose um in einen Parasitismus der Leguminose auf den Bakterien, die Bakteroiden werden verdaut, nur ein Teil gelangt schließlich beim Faulen der Knöllchen wieder ins Freie, um zu überwintern und im nächsten Jahre wieder in die Wurzeln einzuwandern. Neuerdings faßt man das Verhältnis von vorne herein als ein Kampfverhältnis auf, als einen Parasitismus der Bakterien auf der Leguminose. Deren Wurzeln werden von den Bakterien befallen, und nun entsteht ein Kampf: Sind die Bakterien „geschwächt", oder sonstwie dem Aufenthalt in der Wurzel nicht „angepaßt", so werden sie von den Wurzelzellen bald vertilgt, die Invasion hat keine weiteren Folgen. Das soll zum Beispiel dann vorkommen, wenn der Leguminose reichlich gebundener Stickstoff zur Verfügung steht. Tatsächlich kann man schon durch geringe Salpetergaben die Entstehung der Knöllchen an den Wurzeln verhindern. Es soll aber in diesem Fall auch vorkommen, daß die Bakterien es zwar bis zur Knöllchenbildung bringen, daß sie dann aber von der Pflanze überwältigt werden und zugrunde gehen; das Ergebnis sind dann wirkungslose, nicht stickstoffbindende Knöllchen. In diesen Fällen, die nicht zur Stickstoffbindung führen, erweisen sich also die Leguminosen als die kräftigeren. Das andere, gleichfalls nicht zur Stickstoffixierung führende Extrem wird dadurch dargestellt, daß die Bakterien die kräftigeren sind. Sie schädigen die Pflanze, dringen ein in die Wurzeln, werden aber nicht zu Bakteroiden umgewandelt, fixieren darum auch keinen freien Stickstoff, sondern leben als reine Parasiten in der Leguminosenwurzel. Man sagt, es sei „Bakterienüberwucherung" eingetreten. In der Mitte zwischen diesen beiden Fällen liegt nun der typische: daß stickstoffbindende Knöllchen ausgebildet werden; dann sind im Kampf die Bakterien und die Legu-

minose einander gewachsen; die ersteren dringen zwar ein und vermehren sich kräftig, werden aber zu Bakteroiden umgewandelt und versehen die Pflanze mit gebundenem Stickstoff. Aus dem Kampfverhältnis ist sozusagen eine Symbiose geworden, bedingt dadurch, daß keiner der beiden Konsorten die Kraft hat, den anderen ganz zu überwältigen. — Wir haben soeben ältere und neuere Anschauungen nebeneinandergestellt, die letztere hat den Vorteil, daß sie auch die von der Norm abweichenden Fälle erklärt, also umfassender ist; ob sie aber wirklich zutrifft, muß erst die Zukunft lehren.

Wir haben noch nichts Näheres über die Systematik der Knöllchenbakterien gesagt. Gemeiniglich werden sie als *Bacterium radicicola* bezeichnet. Innerhalb der Knöllchen sind sie unbeweglich, außerhalb der Pflanze begeißelt, und zwar nach den einen Forschern monotrich,[1]) nach den anderen lophotrich, nach wieder anderen lateral.[2])

Wir haben also die Auswahl!

Von weiteren Angaben über ihre Biologie führen wir hier nur die an, daß sie in trockener Erde drei Jahre lang lebendig bleiben; sodann, daß sie sich in feuchtem Boden und unter sonst günstigen Bedingungen lebhaft vermehren[3]), daß ferner geeignete Versuche gezeigt haben, daß sie innerhalb 24 Stunden im Boden unter günstigen Bedingungen 12 mm weit zu wandern vermögen.

Die Frage, ob es sich um eine einzige oder viele Arten handelt bei den verschiedenen Leguminosen, ist viel diskutiert worden. Längere Zeit war man der Meinung, daß man zwei gut unterschiedene Arten vor sich hätte, die eine wurde als *Bacterium Beijerinckii* von *Bacterium radicicola* abgespalten. Die erstere wächst nicht auf Gelatine-Nährböden, sie erregt die Knöllchen bei Seradella, Lupine und Sojabohne, während die andere, die auf Gelatine gut wächst, die Erregerin der Knöllchen bei den anderen daraufhin untersuchten Leguminosen sein sollte. Neuere Untersuchungen aber deuten daraufhin, daß man mit dieser Spaltung in zwei Arten nicht auskommt, daß man vielmehr eine größere Zahl von Arten solcher Knöllchenbakterien unterscheiden muß, die man nicht ineinander überführen kann.

Man[3]) kann diese Arten unterscheiden durch ihr verschiedenes Wachstum auf verschiedenen Nährböden, durch Verschiedenheiten in der Säure- und Schleimbildung, ferner auch dadurch, daß die Bakteroiden-

1) z. B. Harrison, F. C., u. Barlow, B., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 264.

2) Maaßen u. Müller, Mitt. a. d. biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtsch., 1906. Rossi, Gino de, Ref. in Ztsch. f. Bot. 1910, Bd. 2, S. 345.

3) Maaßen u. Müller, Mitt. a. d. biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtsch., 1907, Heft 4, S. 42.

formen, die durch Zusatz bestimmter Stoffe zu den Nährböden erzeugt werden können, bei den verschiedenen Arten verschieden aussehen und verschieden schnell auftreten.[1])

Bei früherer Gelegenheit haben wir schon gehört, daß man, veranlaßt durch die eigenartigen Formabweichungen, welche die Bakterien bei ihrer Verwandlung in Bakteroiden durchmachen, die Ansicht ausgesprochen hat, daß die Knöllchenbakterien keine eigentlichen Spaltpilze seien, sondern zu den Mykobakterien gehören, jener Pilzfamilie, welche zwischen Bakterien und höheren Pilzen steht (S. 196). Diese Anschauung würde also besagen, daß die Bakteroiden keine teratologischen, durch bestimmte Einflüsse der Umgebung ausgelösten, pathologischen Umbildungsformen seien.

Das sind, in gedrängtester Kürze dargestellt, die Meinungen, welche man über Morphologie, systematische Stellung der Knöllchenbakterien und über das Wesen ihres Zusammenlebens mit den Wurzeln der Leguminosen ausgesprochen hat. — Welche Bedeutung die auf solche Weise zustandekommende Stickstoffbindung für die Landwirtschaft hat, ist in aller Munde. Darüber wird im übernächsten Kapitel noch einiges zu sagen sein. Doch auch abgesehen davon wird die Bedeutung für den Haushalt der Natur uns einleuchten, wenn wir hören, daß die Leguminosen etwa 7000 Arten umfassen, und daß es sich dabei vielfach um mächtige Waldbäume handelt, es sei erinnert an die tropische Unterfamilie der Caesalpiniaceen, welche Farbhölzer, Nutzhölzer, offizinelle Gewächse, Bäume mit eßbaren Früchten in großer Zahl umschließt. Auch darauf sei hingewiesen, daß baum- oder strauchartige Leguminosen jedenfalls durch die Symbiose mit Bakterien zur Pionierarbeit auf jungen Böden befähigt werden, und solche Arbeit vielleicht auf jungen vulkanischen Böden vereint mit anderen mykotrophen Pflanzen leisten.[2]) Immerhin wird man sagen dürfen, wenn anders man sich den obigen Ausführungen anschließt, daß dies Zusammenleben von Bakterien und Leguminosen ein

1) Nachtr. Anm. Vergl. Zipfel, H., B. C. II, 1911, Bd. 32, S. 97.
Die Arbeit handelt von der Biologie der Knöllchenbakterien; Kardinalpunkte der Temperatur für das Wachstum der einheimischen Arten sind 3 Grad (Minimum), 18—20 Grad (Optimum), 45 Grad (Maximum). Mit Hilfe der Agglutinationsmethode (vergl. S. 210) wird das oben wiedergegebene Resultat bestätigt, daß es mehrere artverschiedene Knöllchenbakterien gibt. Das Erbsen- und Bohnenbakterium ist z. B. ein anders als das Klee- und Saubohnenbakterium. Die Begeißelung wird als peritrich bezeichnet. Die Bakteroiden sollen zustande kommen durch die Einwirkung bestimmter Eiweißzersetzungsprodukte (Xanthine) der Leguminosenwurzel auf die Bakterien, Produkte, welche unter dem Einfluß des Stickstoffhungers in den Leguminosen auftreten.

2) Miehe, H., Abh. sächs. Ges. d. Wiss. 1911, Bd. 22, S. 380.

Beispiel dafür ist, daß Erscheinungen, von denen überaus oft die Rede ist und deren praktische Bedeutung außer Frage steht, in rein wissenschaftlicher Beziehung doch recht ungenügend bekannt sein können. Das zeigt die große Zahl von Lücken, welche die obige Darstellung auch dann aufweisen würde, wenn sie eingehender wäre.

Anhangsweise soll nun noch darauf hingewiesen werden, daß auch einige andere, nicht zu den Leguminosen gehörige Pflanzen knöllchentragende Wurzeln besitzen, mit deren Hilfe sie sich elementaren Stickstoff zunutze machen.[1]) So vor allen die Erlen, sodann die Ölweidenfamilie. Die Frage, welche Mikroben hier die Knöllchen erzeugen, ist zweifelhaft, meistens werden sie zu den Bakterien gestellt, wohl auch als nahe Verwandte der Leguminosenbakterien angesprochen.[2]) Es sind aus Zellfäden gebildete Wesen, deren Fäden in kleine, bakterienähnliche Stäbchen zerfallen können, und die eigenartige, rundliche Anschwellungen bilden können, welche oft die ganze Wurzelzelle ausfüllen. Bei den Erlen kann man die Befähigung, mittels dieses Knöllchenorganismus den Stickstoff zu binden, durch Kultur der Bäume in wäßrigen Nährlösungen nachweisen; hierbei bilden sich die bei dem genannten Baum begreiflicherweise ausdauernden, großen Knöllchen auch unter Wasser aus, während, wie nachgetragen sein möge, Wasserkulturen von nicht ausdauernden Leguminosen keine oder doch nur unvollkommen funktionierende, submerse Knöllchen auszubilden vermögen. Knöllchenführende Erlen bedürfen dann ebensowenig wie knöllchenführende Leguminosen der Zufuhr von gebundenem Stickstoff. Auf die Bedeutung der Stickstoffbindung der Erlenknöllchen zumal bei der Entstehung der Flachmoore ist hingewiesen worden. Daß die Sanddornarten (*Elaeagnus* und Verwandte), die z. B. auf dem sandigen Boden an der Meeresküste wachsen, auf diesen mageren Böden durch die Stickstoffbindung in den Knöllchen gefördert werden, braucht nicht weiter ausgeführt zu werden.

Abgesehen von den eben genannten Fällen, in welchen die Stickstoffbindung seitens der Knöllchenmikroorganismen sicher erwiesen wurde, gibt es nun noch eine ganze Zahl anderer Vergesellschaftungen der Wurzeln höherer Pflanzen mit den verschiedensten Pilzen, denen gelegentlich mit mehr oder minder großer Bestimmtheit auch die Fähigkeit zur Stickstoffixierung zugeschrieben wird, die sog. Mykorrhizen, Wurzelverpilzungen, die dadurch zustande kommen, daß Pilze im engen Kontakt mit Pflanzenwurzeln deren Oberfläche überziehen (ektotrophe

1) Hiltner, L., a. a. O., S. 60.
2) Peklo, J., B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 451.

Mykorrhiza) oder aber im Innern der Wurzelzellen hausen (endotrophe Mykorrhiza). Bei den letzteren ist nun tatsächlich die Wahrscheinlichkeit groß, daß es sich um Stickstoffbindung durch den Pilz handelt, nachgewiesen ist es aber bis jetzt nur für einen Fall, die Wurzelverpilzung der chinesischen Koniferengattung *Podocarpus*. Die Frage muß also noch als offen bezeichnet werden, ob höheren Pilzen, die in Gemeinschaft mit Wurzeln leben, ein erheblicher Anteil an der Bindung freien Stickstoffs zuzusprechen ist.

Kapitel XVIII.

Vorkommen und Verbreitung der Bakterien auf der Erde.

Es gilt nunmehr den Versuch zu wagen, alles, was wir in den bisherigen Kapiteln behandelt haben, zusammenzufassen zu einem Bild, welches die Lebensweise und die Verbreitung der Bakterien auf der Oberfläche unserer Erde schildern soll. Dabei berücksichtigen wir nicht nur solche Orte, die von der menschlichen Kultur nicht oder wenig berührt sind, sog. natürliche Standorte, sondern auch diejenigen Orte unserer Umgebung oder anderer Kulturgegenden, die man im Gegensatz zu natürlichen Standorten wohl auch als künstliche bezeichnen kann (z. B. den Ackerboden), wenn man es nicht vorzieht, auch den Menschen und seine Tätigkeit zur Natur zu rechnen. Den Einzeltatsachen, die wir hier bringen wollen, seien einige allgemeine, erläuternde Bemerkungen vorausgeschickt.[1])

Es handelt sich um zwei Sonderdisziplinen der Bakteriologie, denen wir uns zuzuwenden haben, um die Bakterienökologie und die Bakteriengeographie, zwei noch recht wenig bekannte Gebiete der Ökologie und Geographie der Pflanzen. Unter Ökologie verstehen wir die Standortslehre, unter Geographie die Verbreitungslehre der Gewächse. Behandelt man Standorts- und Verbreitungslehre der Pflanzen, so kann man den Stoff in zwei Teile sondern, einen sog. beschreibenden, der uns erzählt, wie die Pflanzen auf der Oberfläche unseres Planeten verteilt sind, ob einzeln oder zu Beständen vereint, ob in diesen oder jenen Weltteilen usw., und einen erklärenden, der verständlich zu machen sucht, warum sie so und nicht anders verteilt sind, und zwar verständlich zu machen einmal auf Grund der Ansprüche, welche die Pflanzen an die Faktoren ihres Standorts stellen und welche wir durch Beobachtung und Versuch erschließen, und sodann auf Grund der geschichtlichen Entwicklung unserer Erde und ihrer Lebewesen.

Was nun die Verbreitung der höheren Gewächse angeht, so ist

1) Miehe, H., Natw. Wochsch. 1908, Bd. 7, Nr 62.

dieselbe heutigen Tages recht gut bekannt, und die Hauptaufgabe der Geographie derselben ist es, die Erklärung dieser Verbreitung sowohl auf physiologischer als auch auf geschichtlicher Basis zu geben.[1]) Anders bei den Bakterien. Deren Beobachtung im Laboratorium, — unter künstlichen Bedingungen — hat sehr lange im Vordergrund des Interesses gestanden, und erst später hat man sich der Aufgabe zugewendet, ihr Vorkommen in der Natur zu studieren; zumal die Untersuchung ihrer Verteilung auf der Erde ist Gegenstand einer ziemlich jungen Wissenschaft.

Lange Zeit hat man es für ausreichend befunden, über die weite Verbreitung vieler Bakterien, z. B. bestimmter Fäulniserreger, über die strenge Lokalisierung einiger anderer, z. B. der Erreger tropischer Erkrankungen, einige Worte zu sagen, und dieser Rückstand gegenüber der Geographie höherer Gewächse hat mehrfache Gründe: Nur in seltenen Fällen kann man, sei es in der Heimat, sei es bei der Bereisung ferner Gegenden, die Bakterien ohne optische Hilfsmittel sehen, und selbst wenn das der Fall ist, wenn man Ansammlungen von Purpurbakterien oder etwa von Eisenbakterien ohne weiteres schon mit bloßem Auge erkennen kann, so bedarf es doch zur Sicherung der richtigen Deutung und zur Erkennung der einzelnen Arten derselben des Mikroskopes. In den meisten anderen Fällen heißt es aber, sie aus Bodenproben, aus Wässern usw. erst herauszuzüchten, um sie überhaupt wahrnehmen zu können; um festzustellen, ob man sie mit schon bekannten Arten zu identifizieren hat oder als neue Formen anerkennen darf, bedarf es, wie wir wissen, meist umfangreicher und zeitraubender Kulturversuche. Immerhin wären unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet schon weitaus bessere, wenn sich die Reisenden schon früher häufiger, als es jetzt geschieht, mit regelrecht entnommenen Wasser- oder Bodenproben versehen hätten, um sie nachträglich bakteriologisch zu analysieren. Schwerer aber wiegt ein Umstand, der durch die leichte, aber nicht sinnfällige Verbreitbarkeit der Bakterien bedingt wird. Abgesehen vom Einfluß des Menschen erfolgt die Verbreitung der Bakterien auf nähere und weitere Entfernung durch Luftströmungen, Flüsse; die Verbreitung von Seuchen zeigt den Einfluß dieser beiden Vehikel; daß auch Tiere Bakterien verschleppen, braucht nicht gesagt zu werden; in sehr weitgehendem Maße findet wohl durch Exkremente Verbreitung von Bakterien statt. Neben größeren sind kleinere Tiere nicht zu vergessen: Essigbakterien locken durch den Geruch ihrer Stoffwechselprodukte bestimmte Insekten an, welche jene an ihren Füßen von Frucht zu Frucht verschleppen, — um

1) Miehe, H., a. a. O.

nur ein Beispiel zu nennen. Züchten wir nun aus irgendeiner Probe Bakterien heraus, so ist immer die Frage noch zu beantworten, ob dieselben wirklich an dem betreffenden Ort in größerer Menge gehaust haben und umfangreiche Stoffumsetzungen unterhalten haben, ob wir also wirklich einen „Standort" der betreffenden Art entdeckt haben, oder aber, ob die Keime nur zufällig dortin gelangt waren, sich zwar in unseren elektiven Nährlösungen, — und auf solche ist man ja in der Regel angewiesen, — üppig entwickeln, an Ort und Stelle aber keinerlei Rolle im Haushalt der Natur gespielt haben, sei es wegen ungünstiger Ernährungsbedingungen, sei es wegen der Unmöglichkeit, mit besser angewöhnten Formen zu konkurrieren. Hierfür ein Beispiel:

Wollen wir eine gegebene Bodenprobe auf das Vorkommen von *Azotobacter* untersuchen und übertragen sie in Fleischwasser, so würde der genannte Spaltpilz sich dort vermutlich im Widerstreit mit anderen Mikroorganismen nicht entwickeln können, unserer Aufmerksamkeit also entgehen, auch wenn er in der betreffenden Probe reichlich vorhanden ist. Verimpfen wir andererseits etwas von derselben Probe in eine für Stickstoffsbinder geeignete Lösung, so wäre umgekehrt die Möglichkeit denkbar, daß er sich in derselben aus einigen wenigen, zufällig mit dem Wind von weit her dorthin gelangten Keimen zu einer üppigen Vegetation entwickelt und sein Vorkommen somit an solchen Stellen vorgetäuscht wird, wo er sich nur als zufälliger Gast befunden hat und im natürlichen Verlauf der Dinge bald ausgemerzt worden wäre, ohne für den dortigen Kreislauf der Stoffe von Bedeutung gewesen zu sein. Diese Schwierigkeit fällt bei höheren Formen weg: Ob eine hochorganisierte Pflanze, bzw. deren Früchte oder Samen durch Meeresströmungen, durch den Wind, durch Tiere, durch den menschlichen Verkehr oder ähnliche derartige Faktoren nur zufällig und vorübergehend irgendwo hingelangt, oder ob sie an Ort und Stelle einen lebenskräftigen dauernden Bestandteil der Vegetation bildet, ist wohl meistens leicht festzustellen, Schwierigkeit macht es höchstens zu entscheiden, seit wann und unter dem Einfluß welcher Faktoren sie dortin gelangt ist.

Aus diesem Grunde wird es sich denn auch bei der Untersuchung des Vorkommens von Bakterien künftig darum handeln, neben elektiver Zucht immer nach Möglichkeit auch die direkte, mikroskopische Beobachtung in Anwendung zu bringen, auch da wo es auf den ersten Blick fast unmöglich erscheint, um aus der Häufigkeit, aus dem Umstand, ob es sich um wachsende und sich teilende Zellen oder um Dauerformen handelt, zu erschließen, ob die jeweils vorliegenden Arten nur Gäste oder einheimische Formen sind. Bei leicht kenntlichen Arten, z. B. dem *Azotobacter*, hat man dies auch in einigen Fällen schon versucht. Die

Methoden müssen aber erst nach Möglichkeit weiter ausgearbeitet werden.[1])

Gesetzt nun, es sei gelungen, für eine bestimmte Bakterienform zu ermitteln, daß sie an irgendeinem Ort tatsächlich ein dauernder Bestandteil der mikroskopischen Vegetation ist, so schließt sich sofort die weitere Aufgabe an, die Standortsbedingungen möglichst genau zu erforschen, um sich ein Urteil über die Art der Lebenstätigkeit des betreffenden Spaltpilzes bilden zu können; und hier ist eines Punktes zu gedenken, der die bakterienökologischen Studien zu besonders subtilen macht und als natürliche Folge der geringen Größe der Bakterienzelle erscheint: Zwar muß auch die Erforschung der Standorte höherer Pflanzen[2]) damit rechnen, daß der Boden zusammengesetzt ist aus „einer Menge kontrastierender Bodenflecke", daß er ein „Mosaik" bildet aus vielen in physikalischer wie chemischer Hinsicht verschiedenen Teilen. Während aber für die Erforschung der Standorte höherer Pflanzen diese Teilchen, mögen sie auch viel kleiner sein, als man gemeiniglich früher angenommen hat, doch immerhin so groß sind, daß Kulturboden, z. B. die Fläche eines Ackers im Gegensatz zum mosaikartigen Wildboden als ein einheitlicher Standort größerer Pflanzen anzusehen ist, muß der Bakterienökologe daran denken, daß er mit einer Handvoll, ja mit einer noch viel kleineren Portion Ackerboden schon eine ganz gewaltige Menge verschiedener Bakterienstandorte, damit auch Bakteriengesellschaften vom Boden aufhebt: mehr oder minder gut durchlüftete, wasserärmere und wasserreichere Standorte, solche die mehr und solche, die weniger Nahrung bieten, liegen hier vor: im Ackerboden sind sie zwar gleichmäßiger durcheinander gemischt als in Wildboden, müssen aber scharf auseinandergehalten werden. Das beweist u. a. schon die Erfahrung, daß im „best durchlüfteten" Boden luftscheue Bakterien neben luftgierigen üppig gedeihen können.

Betrachten wir nunmehr in großen Zügen die Faktoren der Außenwelt, von denen die Verbreitung der Pflanzen abhängt, so können wir sie, wenn wir uns auf die Behandlung der nicht lebendigen Faktoren zunächst beschränken, in klimatische (atmosphärische) und in edaphische (von ἔδαφος Erdboden) einteilen; die letzteren beruhen auf den physikalischen sowie auf den chemischen Bodeneigentümlichkeiten; es ist nun klar, daß die klimatischen Faktoren für die höheren Pflanzen, die mit ihren oberirdischen Teilen mehr oder minder weit in die Luft ragen, neben den

1) Nachtr. Anm. Über direkte Zählung von Bakterien in Wässern mit Hilfe des Ultramikroskops vgl. Amann, J., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 381.

2) Kraus, G., Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911.

edaphischen von gewaltiger Bedeutung sind, wobei allerdings zu beachten ist,[1]) daß die atmosphärischen Bedingungen in der Nähe des Erdbodens von diesem weit mehr beeinflußt werden, als man vielfach glaubt, während im Gegensatz dazu für die Bakterien die edaphischen, zumal die chemisch edaphischen eine sehr große Rolle spielen, eine weit größere als für die höheren Gewächse. Das liegt zum Teil an der verschiedenen Organisation höherer Gewächse und der Bakterien, zum Teil liegt es allerdings auch in dem heutigen Stand unserer Erkenntnis begründet. Es ist vorauszusehen, daß in der Geographie der höheren Pflanzen später ebenfalls chemische Fragen etwas mehr in den Vordergrund treten werden als jetzt, daß z. B. das Wesen der Kalkfeindlichkeit oder der Giftigkeit von Moorboden usw. genauer studiert werden wird als heutzutage, daß also höhere Pflanzen mit Rücksicht auf die Ansprüche an die chemische Bodenbeschaffenheit feiner werden differenziert werden können. Aber andererseits ist doch jetzt schon als feststehend zu erachten, daß derart gewaltige Unterschiede, wie sie etwa zwischen echten Fäulnisbakterien und nitrifizierenden Spaltpilzen vorliegen, daß ein ähnliches unbedingtes Gebundensein an ganz bestimmte chemische Stoffe, wie wir es bei bestimmten Bakterien finden, bei höheren Gewächsen in dem Maße nicht vorkommt. Luftgehalt, Wassergehalt und die durch diesen bedingte Erwärmung des Bodens werden wohl auch im Auge der künftigen Forschung die für das Wurzelsystem höher organisierter Pflanzen wichtigsten edaphischen Faktoren sein, — wir sehen dabei ab von künstlichen Standorten, welche wegen Entnahme der Ernte der Düngung, damit der Zufuhr bestimmter chemischer Stoffe bedürfen.

Sind somit die chemisch-edaphischen Faktoren für Bakterien von größter Bedeutung, so sind darum natürlich auch für sie die eben genannten physikalisch-edaphischen sehr wesentlich; die klimatischen Faktoren aber haben im Gegensatz zu den edaphischen für den Bakteriologen mehr ein indirektes Interesse, nämlich insofern als sie für die edaphischen, und zwar sowohl die physikalisch-edaphischen als auch die chemisch-edaphischen, für letztere z. B., indem Niederschläge Stickstoffverbindungen dem Boden zuführen, und insofern als sie zur Verbreitung von Bakterienkeimen durch die Luft beitragen, von Bedeutung sind.

Auch sonst bringt es die verschiedenartige Lebensweise hoch und niedrig organisierter Gewächse mit sich, daß sich dem Ökologen und dem Pflanzengeographen, der höhere Pflanzen bearbeitet, andere Probleme darbieten als dem Bakteriologen. So sei nur noch darauf hingewiesen, daß die ökologische Pflanzengeographie, soweit höhere Pflanzen in

1) Kraus, G., a. a. O.

Frage stehen, auch auf die Lebensdauer ihrer Objekte zu achten hat. Sie unterscheidet bekanntlich ephemere, ein-, zwei-, mehrjährige, ausdauernde Gewächse. Wenden wir diese Fragestellung auf die Bakterien an, so finden wir, daß alle Bakterien typisch ephemere Pflanzen sind, die beliebig oft innerhalb eines Jahres ihren Kreislauf vollenden können, sobald nur günstige Bedingungen herrschen. Ruheperioden werden stets nur durch die jeweiligen Lebensbedingungen aufgezwungen. Ein erblich festgehaltener Rhythmus, ähnlich etwa dem Ruhezustand höherer Gewächse im Winter, welcher bisher durch künstliche Eingriffe nur bis zu einem gewissen Grade verändert werden konnte, ist niemals im selben Maße nachzuweisen, weil die Generationsdauer der Bakterien eine so außerordentlich viel kürzere ist. Zwar finden wir angegeben, daß bestimmte Eisenbakterien wesentlich nur im Frühjahr Schwärmer bilden (S. 491); wir hören ferner, daß sich in Wasserleitungen eine von der Jahreszeit abhängige Periodizität im Auftreten der Wasserbakterien feststellen läßt, derart, daß in der kalten Jahreszeit etwa doppelt soviel Keime als in der warmen auftreten, was mit dem Vorkommen besonders großer Mengen von bakteriellen Stoffwechselprodukten während des Sommers in Zusammenhang gebracht wird.[1]) Viele Bakterien des Ackerbodens und ähnlicher Standorte zeigen ebenfalls eine Periodizität; das Maximum der Entwicklungshöhe fällt nicht mit dem der Temperatur zusammen, sondern ist in unserer Breite etwa im Mai zu beobachten, worauf die Zahl im Sommer zurückgeht, um im Herbst wieder anzuschwellen; das ist ermittelt worden für *Azotobacter*, für eiweißzersetzende Bakterien u. a.[2]) Diese übrigens noch näher zu untersuchende Tatsache dürfte wohl so zu erklären sein, daß im Sommer die Temperatur sich indirekt betätigt, indem sie vor allem den Wassergehalt und Nährstoffgehalt des Standorts im ungünstigen Sinn beeinflußt, während dann, wenn im Winter Bakterienleben unterdrückt wird, eine direkte Wirkung der Kälte vorliegt.[3]) Jedenfalls dürfen wir annehmen, daß zur Erklärung lediglich die jeweiligen äußeren Standortsbedingungen herangezogen werden müssen, nicht eine durch den jährlich wiederkehrenden Rhythmus aufgezwungene Periodizität, die nicht jederzeit im Experiment leicht umgestoßen werden könnte.

Wir können somit sagen, die Unterschiede in der Organisation und

1) Ruttner, F., Arch. d. natw. Landesdurchforsch. Böhmens, 1906, Bd. 13, S. 1. Ref. natw. Rdsch. 1907.

2) Löhnis, F., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 781. Barthel, Ch., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 108.

3) Vgl. aber auch Conn, H. J., B. C. II., 1910, Bd. 28, S. 422 und 1911, Bd. 32, S. 198.

in der Lebenweise der Bakterien einerseits, der höheren Pflanzen andererseits sind so große, daß auch der Stand der ökologisch-geographischen Forschung ein sehr verschiedener ist. „Die ökologische Geographie höherer Pflanzen ist in der Inventarisierung[1]) weiter;" die Bakteriologie andererseits hat eine deutlicher und stärker differenzierte Lebensweise ihrer Objekte kennen gelehrt und kann darum heutzutage vielfach eine befriedigender Erklärung für das Vorkommen mancher Formen an gewissen Standorten geben.

Nun hörten wir, daß die pflanzengeographische Forschung auch eine historische Seite hat; das Fehlen bestimmter Pflanzen an gewissen Standorten ist gelegentlich nicht damit zu erklären, daß die Standortsbedingungen ihnen nicht zusagen, sondern damit, daß Keime der betreffenden Arten zufällig noch niemals an die betreffenden Orte gelangt sind; die Pflanzengeographie hat häufig zu untersuchen, wieweit die Verbreitung der Pflanzen durch das frühere Antlitz der Erde beeinflußt wird. Auch bei den Bakterien erhebt sich stets die Frage, ob das Fehlen einer Art an irgendeinem Fleck der Erdoberfläche ökologische oder geschichtliche Gründe hat. Um diese Frage zu entscheiden, hat man[2]) auch vorgeschlagen, systematisch Aussaatversuche mit Bakterien zu machen, d. h. charakteristische Arten, die man an bestimmten Stellen vermißt, dortin zu übertragen und dann abzuwarten, ob sie sich ansiedeln oder nicht. So wird man in vielen Fällen die eben aufgeworfene Frage entscheiden können; bis jetzt liegen derartige Versuche noch nicht vor, doch braucht nicht besonders betont zu werden, daß der Mensch vielfach unbewußt in dieser Weise gewirkt hat, indem er Bakterien von einem Ort zum andern verschleppt, eine Tätigkeit, deren Umfang übrigens schwer abzuschätzen ist.

* * *

In wenig befriedigender Weise pflegte man früher — heute geschieht es wohl nur noch selten — erstens die Luft, zweitens den Erdboden und drittens das Wasser als Bakterienstandorte zu bezeichnen, denn als Standort, d. h. eine Lokalität, an welcher die Pflanzen wachsen, gedeihen und sich vermehren, scheidet die Luft natürlich aus. Gleichwohl geben wir hier zunächst einen kurzen Überblick über das Vorkommen von lebenden Bakterien in der Luft, denn Untersuchungen darüber sind, wie schon mehrfach ausgeführt, von großer Bedeutung: Sehen wir von der jedermann bekannten gesundheitlichen Seite dieser Frage auch ganz ab, so

1) Miehe, H., a. a. O.
2) Koch, Alfr., Ztsch. f. Bot. 1909, Bd. 1, S. 349.

leuchtet doch ein, daß derartige Untersuchungen uns unterrichten können über die pflanzengeographisch wichtige Frage, in welchem Umfang Bakterien von einem Ort zum andern durch Luftströmungen transportiert werden können, unter welchen Bedingungen und in welcher Jahreszeit das geschieht, und vor allem, welche Bakterien es sind, die überhaupt auf weitere Entfernungen die Luft zu „durchwandern" vermögen, Untersuchungen, die natürlich ergänzt werden müssen, durch Laboratoriumsversuche über die Widerstandskraft der Bakterien gegen Austrocknung und gegen intensive Sonnenstrahlung (Kap. X). Die Methoden, die man anwendet, um das Vorkommen und die Dichte der Bakterien in einem bestimmten Luftquantum kennen zu lernen, sind bald einfache, bald kompliziertere. In manchen Fällen genügt es, offene, mit Nährlösungen oder Nährgallerte gefüllte Schalen aufzustellen, nach einiger Zeit zu verschließen, unter bestimmten Bedingungen aufzubewahren und dann zu ermitteln, was und wieviel wächst. Auch kann man Röhren aus Glas, die man innen mit Nährgallerte auskleidet und durch die man mittelst eines Aspirators eine bestimmte Luftmenge langsam hindurchsaugt, verwenden. Aus der Zahl von Kolonien, die sich auf der Gallerte entwickeln, erhält man die Zahl von Luftkeimen, die in dem durchgesaugten Luftvolumen schwebten. Falls die Untersuchung einer geringen Luftmenge ausreicht, kann man auch innen mit Nährgallerte ausgekleidete, dann luftleer gemachte und zugeschmolzene Röhren verwenden, die man am gewünschten Ort öffnet und alsbald mit Watte wieder verschließt.[1]) Auf andere Apparate kommen wir gleich noch zu sprechen. Unter allen Umständen wird man recht verschiedene Nährlösungen verwenden, auch sonst die Kulturbedingungen möglichst abändern, z. B. sowohl bei Luftzutritt als auch ohne solchen kultivieren, um möglichst viele Formen zum Wachsen zu bringen. Die meisten derartigen Untersuchungen wurden für die praktischen Zwecke des Hygienikers ausgeführt, und alle bakteriologischen Leitfäden und Handbücher sind voll von Zahlenangaben, die nachweisen, wieviel Keime im Kubikmeter der Großstadtluft, der Krankensäle usw. enthalten sind, die ferner unter anderem zeigen, daß die von Mensch und Tier ausgeatmete Luft keimfrei ist, daß also eingeatmete Keime von den Schleimhäuten festgehalten werden, usw. Wir beschränken uns darauf, folgendes über diese Fragen auszuführen: Bakterienkeime gelangen in die Luft mit dem vom Wind aufgewirbelten Staub, an dem sie kleben. So ist es durchaus begreiflich, daß mit zunehmender Seehöhe die Luft reiner und reiner werden muß, bis sie in großer Höhe endlich keimfrei ist: Zahlen folgen gleich.

1) Ficker, M., Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 245.

Auch über Schneefeldern, auf hoher See kann die Luft aus gleichem Grund keimfrei sein. Wurden auf hoher See große Luftmengen durch Sandfilter gesaugt und dann mit dem Sand Nährgelatineplatten (z. B. Häringsdekoktseewassergelatine) beimpft, so konnte in 50 Litern Luft ein Keim nachgewiesen werden. Bei großer Landnähe war der Einfluß der Windrichtung ohne Schwierigkeiten festzustellen; wehte der Wind von Land her, so konnte man z. B. bereits in einem Liter einen Keim finden. Wenn Landkeime in weiter Entfernung von der Küste nicht mehr nachweisbar sind, so wird das durch die schädigende Wirkung der Sonnenstrahlen erklärt.[1])

Gleichfalls ist die Luft in sehr kalten Gegenden, wo wegen allzu großer Kälte der Boden und darum auch der Staub nur wenig Keime beherbergt, bakterienarm. Auf der Insel Snow Hill (Grahamland) ist die Luft fast steril, offen hingestellte, mit Fleischwassergelatine gefüllte Petrischalen „fangen in zwei Stunden durchschnittlich einen Keim", da vom Boden aufgewirbelte Teilchen, die hier aus mineralischen Stoffen bestehen, wegen ihres großen spezifischen Gewichts schnell zu Boden sinken.[2])

Ganz besonderen Einfluß auf den Keimgehalt der Luft hat natürlich die Feuchtigkeit der Luft und des Bodens. Feuchtigkeit des Bodens hat zwei entgegengesetzte Erscheinungen zur Folge; sie bewirkt, daß in den oberen Bodenschichten die Keime sich schnell vermehren und darum auch vom Wind mit dem Staub in großer Menge aufgewirbelt werden können. Doch wird dieser Einfluß zum Teil dadurch paralysiert, daß feuchter Boden weniger Staub abgibt als trockener. Das haben u. a. neuere Untersuchungen über den Bakteriengehalt der Luft in Tokyo[3]) gezeigt, Untersuchungen, welche ferner in Bestätigung älterer Angaben ergeben haben, daß in kalten und feuchten Perioden wenig, in warmen und trockenen viel Keime in der Luft sich finden, daß sie in regenreichen Perioden ganz zurücktreten, daß Winde unter Umständen sehr keimreich sein können. Achtet man bei derartigen Untersuchungen nicht nur auf Bakterien, sondern auch auf Schimmelpilzkeime, so zeigt sich beachtenswerterweise nicht durchweg Parallelität im Vorkommen beider. Denn Schimmelpilzsporen nehmen bei nassem Wetter in der Luft zu, im Gegensatz zu dem, was wir bei Bakterien hörten. Wie weit das damit zusammenhängen mag, daß die Pilze ihre Sporen frei in der Luft, oberhalb des Substrats bilden, diese also nicht nur dem

1) Fischer, B., Ztsch. f. Hyg., 1894, Bd. 17, S. 185.

2) Ekelöf, F., K. J., 1907, Bd. 18, S. 195.

3) Saito, K., Journ. of the coll. of. Sc. Tokyo 190-, Bd. 29, Art. 15, dort auch Lit.

Staube anhaftend in die Lüfte entführt werden, wäre noch zu untersuchen. Nicht ohne Interesse ist es zu hören, daß man durch solche Untersuchungen der Luft auf Bakterienkeime auch eine ganze Anzahl neuer Arten oder, vorsichtiger ausgedrückt, solcher Arten gefunden hat, die mit bekannten nicht zu identifizieren waren. Was die Zellformen angeht, so wurden beispielsweise in der Luft Tokyos 55 Arten von Bacillaceen und 17 von Kokkaceen nachgewiesen, darunter 18 „neue". Während die eben genannten Resultate gewonnen wurden, indem man Schalen mit Nährgallerte an Luft einige Zeit offen stehen ließ, wurden weitere Ergebnisse auf Ballonfahrten gewonnen, und diese sind von besonderem Interesse, da sie nicht nur für den Bakteriologen, sondern auch für den Meteorologen von Bedeutung sind. Wir zitieren die wesentlichsten bakteriologischen Ergebnisse einiger in neuerer Zeit von der bayrischen Hochebene aus durchgeführter Fahrten.[1]) Durch ein außerhalb der Peripherie des Ballons angebrachtes, aus einer mit sterilen Bergkristallperlen gefüllten Röhre bestehendes Bakterienfilter wurde Luft durchgesaugt mittelst eines im Korb befindlichen elektromotorisch betriebenen Aspirators. Ein an diesem befindliches Zählwerk gestattete, die Menge der durchgesaugten Luft festzustellen. Es erwies sich als empfehlenswert, im Sommer während 10—15 Minuten 50 Liter, im Winter, da dann die Luft keimärmer ist, im Verlauf von 20—30 Minuten 100 Liter Luft durchzusaugen. Nach beendetem Versuch gelangten die Bergkristallkörnchen in Petrischalen mit steriler Nährgallerte. Während einer und derselben Fahrt können eine größere Zahl von Bestimmungen ausgeführt und auf diese Weise Bakterienkurven erhalten werden, welche die Häufigkeit von Keimen in übereinanderliegenden Luftschichten versinnlichen. Die wesentlichsten Ergebnisse sind nun die folgenden: Zunächst zeigt sich auch hier wieder eine Abnahme der Keimzahlen sowie des Staubes mit der Höhe, und zwar stets dann, wenn man Durchschnittswerte aus einer größeren Zahl von Einzelbestimmungen ausrechnet und vergleicht. Denn im übrigen wird die Keimzahl von auf- und absteigenden Luftströmungen beeinflußt, die Verteilung ist also keine durchweg gleichmäßige. Aufsteigende Luftströmungen steigen im Sommer höher als im Winter. Darum ist auch im Sommer die obere Keimgrenze höher gelegen, nämlich bei 3000 Meter Höhe über dem Meeresspiegel, als im Winter, wo sie bei etwa 1700 Meter liegt. Die mittlere Höhe der „Cumulo-Nimbi" (getürmte Haufenwolken), die durch aufsteigende Luftströmungen mitbedingt wird, ist ebenfalls im Sommer höher als im Winter, und die Keimgrenze deckt sich etwa mit der

1) Hahn, M., B. C. I, Or. 1909, Bd. 51, S. 17.

Höhe dieser Wolken. Auch in großer Bodennähe ist zum Teil aus gleichem Grund die Keimzahl im Sommer höher als im Winter. Der Abfall der Keimzahl mit der Höhe findet im Winter stetig, im Sommer unregelmäßig statt; auch damit geht parallel das „Spiel der Luftströmungen". Und wenn sich endlich findet, daß der Keimgehalt dem Feuchtigkeitsgehalt der betreffenden Luftschicht entspricht, so erklärt sich das gleichfalls mit der Tatsache, daß „ein wesentliches Charakteristikum der vom Boden aufsteigenden Luftströmungen ihr Feuchtigkeitsgehalt ist". So erklärt sich denn der Keimgehalt zum großen Teil ungezwungen aus meteorologischen Faktoren. Daß nebenher auch sonstige Umstände, lebhaftere Vermehrung der Keime an der Bodenoberfläche im Sommer usw. mitspielen, haben wir oben schon gehört. — Bei den genannten Fahrten konnten zumal viele gelbe Sarzinen gefunden werden, und es war früheren Beobachtern schon aufgefallen, daß sich in der Luft häufig farbstoffbildende Bakterien vorfinden. Man hat die Vermutung ausgesprochen, daß die Farbstoffe ein Schutzmittel zur Absorption der schädlichen, stark brechbaren Lichtstrahlen sein könnten, doch fehlen Beweise für diese Meinung.

Nachdem durch derartige Untersuchungen eine gewisse Summe von Kenntnissen angehäuft ist, wird man sich fragen, nach welcher Seite hin sie noch vergrößert zu werden verdient, und da darf man sagen, daß der Keimgehalt der Luft fast noch gar nicht mit Hilfe elektiver Nährlösungen untersucht worden ist. Bisher wurden fast stets Nährböden für diese Zwecke verwendet, mit deren Hilfe man saprophytische oder krankheitserregende Bakterien fangen kann, Böden also, die reich an organischen Stoffen sind, elektive aber wohl nur insofern, als man Jagd auf ganz bestimmte pathogene Keime machte (z. B. Tuberkelerreger). Aber die Verwendung von Nährböden für autotrophe Formen oder andere, die von den Durchschnittsbakterien abweichen, fehlen fast ganz, und doch würden sie der Wissenschaft über deren Verbreitung wichtige Aufschlüsse geben können. Wir werden später noch hören, daß u. a. nitrifizierende Bakterien in großen Bergeshöhen wachsen, und Untersuchungen, inwieweit solche in der „keimfreien Luft" des Gebirges vorhanden sind, würden zwar zunächst kein hygienisches, wohl aber pflanzengeographisches Interesse haben. Gleiches gilt für die Untersuchung der Luft auf stickstoffbindende Keime u. a. m. Wenn oben von „Keimfreiheit der Luft", gesprochen wurde, so heißt das also nur: frei von Keimen, die auf den zur Verwendung gekommenen Böden wachsen konnten.

Soviel über den Keimgehalt der Luft!

* * *

Der Hauptstandort der Bakterien ist natürlich der Boden.[1]) „Der Boden ist", so belehrt uns die Landwirtschaft, „ein Gemenge von mehr oder minder festen Teilchen, Luft und Wasser, welches, versehen mit den erforderlichen Pflanzennährstoffen, Träger einer Vegetation sein kann."[2]) Diese Definition können wir uns zu eigen machen, wenn wir, wie wohl selbstverständlich ist, auch die Mikroorganismen des Bodens mit zur Vegetation rechnen.[3])

Der Boden stellt in chemischer Beziehung ein Gemenge der verschiedensten Stoffe dar; liegt nicht ganz jungfräulicher Boden vor, so sind neben anorganischen Bestandteilen in mehr oder minder großer Menge organische Stoffe zugegen als Reste von Tieren und Pflanzen. Ganz besonders ist hier zu nennen der Humus, der zwar als Kohlenstoff- und Stickstoffquelle, soviel wir wissen, mit einer einzigen Ausnahme (S. 447) für die Bakterien nicht in Betracht kommt, aber doch, wie wir gleichfalls wissen, für das gesammte Bakterienleben von größter Bedeutung, ist, zum Teil aus unbekannten Gründen (S. 505), zum Teil aber deshalb weil er viele Nährstoffe absorbiert und verhindert, daß sie ausgewaschen werden.

Zwischen den Bodenteilchen hausen nun die Bakterien gemeinsam mit vielen andern Mikroorganismen oft in großer Menge und im bunten Artendurcheinander und Wechsel der Lebensansprüche. Heterotrophe Formen, untermischt mit autotrophen, die von jenen ihre Kraftquelle und die Kohlensäure zur Assimilation erhalten, nicht nur aerobe, sondern auch anaerobe, oft in nächster Nähe der Atmosphäre und durch die Sauerstoffgier der mit ihnen vergesellschafteten, luftliebenden Mikroben, gelegentlich auch durch reichlichen Wassergehalt des Bodens vor den schädlichen Einflüssen des Sauerstoffs bewahrt, und zwischen ihnen Spaltpilze mit großer Sauerstofflatitude, die unbekümmert um das Maß des Luftzutritts ihrem Stoffwechsel obliegen. Die einen Formen fetten, die andern mageren Boden bevorzugend, vielleicht zum Teil auch von flüchtigen organischen Stoffen in der Bodenluft lebend und so als „Luftreiniger" wirkend (*Bact. oligocarbophilum*). Wir finden da ein Nebeneinander wie ein Nacheinander der verschiedensten Bakteriengesellschaften. Schon eine verhältnismäßig geringe Änderung der Außenbedingungen kann in kürzester Zeit die Bakterienflora wesentlich verändern. Wird gut durchlüfteter Boden durch Regengüsse, wenn auch nur für kurze Zeit überschwemmt, so werden sich alsbald bei der Rasch-

1) Nachtr. Anm. Vgl. Behrens, J., Jb. d. d. Landwirtschaftsges. 1911, S. 19.
2) Mitscherlich, E. A., Bodenkunde für Land- u. Forstwirte. Berlin 1905.
3) Über die Methoden der bakt. Bodenuntersuchung vgl. das folg. Kap.

lebigkeit der Bakterien andere Arten an Stelle der früheren, die in Dauerzustände übergehen oder absterben, einstellen. Nehmen wir beispielweise an, daß sich Ammoniumsalze in größerer Menge angesammelt haben als Folge der Verwesung organischer Reste, m. a. W. als Folge der lebhaften Tätigkeit heterotropher Bakterien, so können nunmehr eine Zeitlang, falls genügende Lüftung stattfindet, nitrifizierende Bakterien ans Werk gehen; diese werden dann, wenn aus irgendwelchen Gründen die Durchlüftung mangelhaft wird, durch denitrifizierende verdrängt werden, und sobald diese eine Zeitlang gehaust und Stickstoff frei gemacht haben, ist vielleicht infolge des Mangels an Stickstoffverbindungen die Stätte für stickstoffbindende Bakterien bereitet. Ein weiteres Beispiel: Haben irgendwo im Boden unter dem Einfluß ihnen zusagender Bedingungen Anaerobe kräftig gearbeitet und Pflanzenreste unter Bildung erheblicher Mengen von Butter- und andern organischen Säuren vergoren, so wird in solchem gesäuerten Boden zunächst vielleicht das Mikrobenleben zeitweilig stocken; sobald dann auf diese oder jene Weise wieder Sauerstoff zutritt, werden sich von aeroben Bakterien zuerst nur solche einfinden, die freie Säure vertragen, wenn sie gegen andere Mikroorganismen, wie z. B. Schimmelpilze, überhaupt aufkommen, und erst wenn solche die Säure verzehrt haben, werden als ihre Metabionten sich die üblichen, gegen Säure empfindlichen Spaltpilze breit machen können. Solche Beispiele kann sich jeder in beliebiger Menge konstruieren. Es ist ferner auf die Möglichkeit hinzuweisen, daß etwa durch Regengüsse, Wind, Tiere und Menschen bestimmte Keime in großer Zahl an irgendwelche Standorte im Boden gelangen und, obwohl ihnen die dort herrschenden Bedingungen nicht durchweg zusagen, doch infolge ihrer Übermacht sich eine Zeitlang halten und andere Bakterien niederzwingen, bis diese, durch die Gunst der Außenbedingungen gefördert, jene allmählich wieder verdrängen. Ja, der Fall ist auch denkbar und kommt wohl sicher vor, daß bei solcher Masseninvasion die Eindringlinge, sei es durch ausgeschiedene Stoffwechselprodukte, sei es durch andere Stoffwechselvorgänge die autochthone Flora ganz verdrängen oder verändern und sich so allmählich Gebiete erobern, in denen einzelne dortin verschlagene Keim sich nicht hätten ansiedeln können.

Soeben haben wir versucht, die Abhängigkeit des Bakterienlebens von chemisch-edaphischen Faktoren durch einige Beispiele zu beleuchten. Nun ist daran zu erinnern, daß chemische Faktoren auch die physikalischen Lebensbedingungen und so auch indirekt das Bakterienleben beeinflussen: Von dem chemischen Faktor Wassergehalt ist das Maß der in den Boden eingestrahlten Wärme abhängig, es ist nämlich dem Wassergehalt annähernd umgekehrt proportional. Der Wassergehalt wird also auf das

Mikrobenleben nicht nur dadurch von Einfluß sein, daß er den Sauerstoffzutritt reguliert und die Konzentration der im Boden befindlichen Stoffe beeinflußt, sondern auch dadurch, daß er die Temperatur des Bodens mitbedingt. Sinken des Wassergehaltes wird unter Umständen zur Folge haben können, daß Bakterien mit größerem Wärmebedürfnis in der Mikroflora mehr in der Vordergrund treten.[1])

Ohne Einschränkung ergibt sich aus dem Gesagten jedenfalls soviel, daß ein ungeheuer kompliziertes Lebensgetriebe sich im Boden auf kleinstem Raum abspielt, und daß es ungeheuer schwierig ist, den Anteil der einzelnen Bakterienarten an den bakteriell bedingten Umsetzungen im Boden festzustellen. Für diesen wie für alle andern Bakterienstandorte gilt, daß der Bakterienstoffwechsel für alle im Boden erfolgenden Umsetzungen von großer Bedeutung ist, nicht minder gilt aber, daß auch umgekehrt die Qualität des Bodens den Stoffwechsel der Bakterien im weitgehendsten Maße beeinflußt, und zwar auch, wenn wir nur eine einzelne Art, nicht die gesamte Bakterienflora ins Auge fassen: Denitrifizierende Arten gedeihen, ohne Stickstoffverbindungen zu vergasen, wenn ihnen die Nitrite und Nitrate fehlen, ja sogar bei Gegenwart von Nitraten werden diese unter bestimmten Bedingungen intakt gelassen. Stickstoffbinder leben von gebundenem Stickstoff und fixieren dies Gas nicht, falls ihnen zusagende Sticktoffverbindungen in reichlicher Menge zugeführt werden, manche autotrophe Arten leben von organischen Kohlenstoffverbindungen, wenn sie diese in ihrer Umgebung vorfinden. Wir haben diese uns aus früheren Ausführungen schon bekannten Tatsachen an dieser Stelle wiederholt, um recht eindringlich vor Augen zu führen, wie schwierig es ist, die Tätigkeit der Bakterien im Boden oder an einem sonstigen natürlichen Standort richtig einzuschätzen; die genaueste Kenntnis des potentiellen Stoffwechsels eines Bakteriums sagt uns nur wenig über seine Wirksamkeit an einem bestimmten Standort, solange wir die dort herrschenden im steten Fluß befindlichen Bedingungen nicht kennen, und sie kennen zu lernen ist oft sehr schwierig, zumal die Standorte sehr klein und so außerordentlich verschiedene Standorte auf engstem Raum vereint sein können.

Was die vertikale Verbreitung der Bodenbakterien im Boden betrifft, so ist diese ganz von der Bodenqualität und der Bakterienart abhängig. Im allgemeinen findet sich die Mehrzahl in den oberen Schichten, weniger an der Oberfläche selbst, die zu leicht austrocknet, oft auch zu intensiv bestrahlt wird. Die meisten Arten gehen nicht allzu tief, Zahlenangaben für einige im Ackerboden praktisch bedeutsame Arten folgen noch (im folg. Kap.).

1) Vgl. Kraus, G., Klima und Boden auf kleinstem Raum. Jena 1911.

Steigt der Wassergehalt im Boden, etwa bei Hochwasser, so gelangen mit dem Wasser Bakterien, und zwar, wie allbekannt ist, unter Umständen auch solche, die dem Menschen gefährlich werden können, an oder über die Oberfläche, bekanntlich können so gefährliche Epidemien entstehen. Sobald sich der Wasserstand wieder gesenkt hat, tritt die Mehrzahl der Bakterien mit dem Wasser wieder in den Boden zurück. Dieser wirkt wie ein Filter, hält die Bakterien in den oberen Schichten zurück, und so ist es zu verstehen, daß Grundwasser vielfach als ausgezeichnetes Trinkwasser bekannt ist, es sei denn, daß es in größeren Spalten von der Oberfläche zur Tiefe gelangen kann, in welchen auch Bakterien in die Tiefe zu gelangen vermögen.

Hatten wir oben normalen, vegetationsbewachsenen Boden in Gedanken vor Augen, so betrachten wir nunmehr andersartigen Boden, wie er z. B., als an organischen Resten überreicher Schlamm oder Mudd den Grund von Tümpeln, Gräben, Seen, Meeren bedeckt. Hier gelangen wir in Bedingungen, in welchen in erster Linie anaerobes Leben blüht, nur an der Oberfläche des Schlammes sind auch aerobe Bakterien zu finden. Solcher Schlamm ist, wie wir schon früher hörten, ein bevorzugter Standort von Bakterien, die oxydierte Mineralstoffe, Eisenoxydsalze, Sulfate usw. reduzieren, unter Luftabschluß Zellulose zersetzen oder Leichen unter stinkender Fäulnis zerstören. Soweit die Gärprodukte flüchtig sind, gelangen sie nach oben entweder in die Atmosphäre oder werden sofort von den Aeroben entgegengenommen, welche die Oberfläche des Schlamms besiedeln. Hier hausen dann neben anderen aeroben auch autotrophe Arten; Schwefelbakterien z. B. gehören zu den auffallendsten Bewohnern solcher Standorte (S. 480).

Fehlen somit an den genannten Stellen autotrophe Bakterien keineswegs in nächster Nachbarschaft von anderen, deren Stoffwechsel auf die Zerstörung großer Massen organischer Substanz eingestellt ist, so werden wir doch für erstere ganz besonders bevorzugte und eigenartige Standorte zu suchen haben im jungfräulichen Boden, wie er z. B. auf den Gipfeln hoher Berge vorliegt. Hier leisten Nitrifikationsbakterien, wie schon oft hervorgehoben worden ist, seit man ihren Stoffwechsel kennt, Pionierarbeit, indem sie durch die produzierte Salpetersäure zur Verwitterung des Gesteins in hohem Maaße beitragen. Kohlensäure steht ihnen als Baustoff ihrer Zellen jederzeit zur Verfügung, und ihre Kraftquelle Ammoniak fließt ihnen mit Regengüssen aus der Atmosphäre zu. So zeigt dies Beispiel, daß der Kreislauf des Wassers auf Erden auch insofern von Nutzen ist, als er Stoffe, die dem Gedeihen der Lebewelt zuträglich sind, aus der Luft wieder dem Boden zuführt.

Auch für stickstoffixierende Bakterien wäre der jungfräuliche Boden

der Bergesgipfel der „gegebene Standort", wenn ihnen hier genügend Kohlenstoffverbindungen zur Verfügung stünden. Sind doch, wie wir wissen, alle bis jetzt eingermaßen genauer bekannten Stickstoffbinder heterotroph. Häufig werden sie auf den Kontakt mit grünen Algen als Lieferanten von organischen Stoffen angewiesen sein. Wie wichtig die Entdeckung autotropher Stickstoffbinder wäre, erhellt hieraus ohne weiteres.

Angesichts dieser, der reinen Atmosphäre exponierten Bakterienvegetationen auf Gebirgshöhen oder andern freien Standorten, an welchen der Boden fast frei ist von organischen Stoffen, erhebt sich aber die Frage, ob nicht vielleicht in der Atmosphäre Prozesse nichtbiogener Art vor sich gehen, durch welche die atmosphärische Kohlensäure in organische Verbindungen überführt und vielleicht auf diese Weise heterotrophen Bakterien zugänglich gemacht wird. Wirklich lehrt nun die Chemie, daß stille elektrische Entladungen Kohlensäure in organische Kohlenstoffverbindungen überführen, und die Möglichkeit, daß solche auch heterotrophen Bakterien zugute kommen, ist also theoretisch jedenfalls vorhanden. Wir wissen aber noch nichts darüber, ob derart entstandene Kohlenstoffverbindungen nach Art und Menge so beschaffen sind, daß sie für besagten Zweck dienlich wären, wir müssen uns also damit begnügen, die Frage aufgeworfen zu haben,[1]) ohne sie beim derzeitigen Stand der Wissenschaft beantworten zu können. Zweifellos wäre es von höchstem Interesse, wenn stickstoffbindende Bakterien aus der Verarbeitung von durch elektrische Entladungen in der Luft gebildeten stickstofffreien Kohlenstoffverbindungen die Energie sich verschafften, um Stickstoff zu fixieren. Sie wären dann das Gegenstück zu den nitrifizierenden Bakterien, die umgekehrt mit Hilfe der freien Energie von Stickstoffverbindungen, die ihnen aus der Atmosphäre zuströmen, organische Kohlenstoffverbindungen aus Kohlensäure schaffen. Der Endeffekt, Bildung von Eiweißkörpern, wäre in beiden Fällen offenbar der gleiche.

Es würde zuweit führen, an dieser Stelle noch viele andere Bodensorten mit bezug auf ihr Bakterienflora zu behandeln; auf den Ackerboden kommen wir im nächsten Kapitel noch zu sprechen, wir wollen uns darauf beschränken, noch eines Bodens[2]) hier kurz zu gedenken, der im geraden Gegensatz zu dem eben besprochen jungfräulichen durch seine Armut an Verwitterungsprodukten und seinen Reichtum an Humus, Zersetzungsprodukten organisierter Stoffe ausgezeichnet ist. Sol-

1) Nathansohn, A., Stoffwechsel der Pflanzen, Leipzig 1910, S. 297.
2) Miehe, H., Abh. math. phys. Kl. sächs., Ges. d. Wiss. 1911, Bd. 32, S. 376.

chen finden wir z. B. in den Urwäldern, sodann aber in noch vollkommenerer Ausbildung in humösem Grund, der mit dem Erdboden gar nicht in direkter Beziehung steht, sondern auf den Stämmen und Zweigen von Bäumen abgelagert ist, und in dem die als Epiphyten bekannten Pflanzen, zumal in den feuchten Tropenwäldern wurzeln, sei es daß sie sich in Höhlungen auf Bäumen, in denen sie schon Humus vorfinden festsetzen, sei es daß sie selbst als Humussammler fungieren.

Für die Epiphyten wird es offenbar von Bedeutung sein, daß in dem Boden, in dem sie wurzeln, Bakterien mineralisierend tätig sind, für den Forscher andererseits, zu untersuchen, ob sich vielleicht eine eigenartige Bakterienflora in solchem Boden vorfindet. Untersuchungen solchen Bodens, die auf Java vorgenommen wurden, führten zu dem Ergebnis, daß vielfach sehr kräftige Nitrifikation darin nachzuweisen ist, offenbar also auch die organischen Reste des Humus unter Ammonbildung lebhaft von Fäulnisbakterien zerstört werden. An heterotrophen Arten wurden ferner energische Verarbeiter von Zellulose aufgefunden. Ob Stickstoffbinder in solchem Humus leben, ist zweifelhaft. *Azotobacter* war jedenfalls nicht nachzuweisen.

* * *

Neben dem Boden bezeichnet man das Wasser als Bakterienstandort, ohne zu vergessen, daß scharfe Grenzen zwischen Boden- und Wasserbakterien nicht gezogen werden können. Sind doch im Grund genommen auch die ersteren Wasserpflanzen, die in trockener Luft nicht gedeihen können, es aber vorziehen, statt in größeren Wasseransammlungen in Wasserschichten von oft fast verschwindend geringer Tiefe zu hausen, weil ihnen da die Durchlüftungsverhältnisse sowie die anderweitige chemische Zusammensetzung des Substrats zusagen, wie sie in engem Kontakt mit der Luft einerseits, festen Bodenpartikeln andererseits zustande kommt und erhalten bleibt. Man darf aber von Wasserbakterien sprechen, wenn es sich um solche Arten handelt, die im Gegensatz zu jenen sich an die besonderen Verhältnisse, wie sie in Seen, Teichen, Flüssen, Bächen herrschen, mehr oder minder angepaßt haben und da die Konkurrenz mit andern besser bestehen können. (Von Meeresbakterien wird später noch gesondert gesprochen werden.)

Bei Wasserbakterien, die man in sehr reinem Wasser antrifft, handelt er sich wohl vielfach darum, daß sie mit Vorliebe aus sehr verdünnten Lösungen ihre Nahrung schöpfen, wobei nebenher auch die Qualität der in großer Verdünnung vorhandenen Nährstoffe maßgebend sein

dürfte. Eine eigenartige Bakteriengenossenschaft[1]) dürften gewisse Farbstoffbakterien sein, die sich mit Vorliebe in „kräuterreichen, reinen Waldseen“ finden. Neben der Qualität des Wassers könnten hier vielleicht auch Bestrahlungsverhältnisse als Standortsfaktor in Frage kommen, — wir übrigens bei andern Wasserbakterien auch. Andererseits werden wir Schwefelbakterien vielfach als Wasserbakterien leben sehen, weil die früher geschilderten Bedingungen für ihr Gedeihen, Zustrom von Schwefelwasserstoff ohne vollkommene Unterbindung der Sauerstoffzufuhr, häufig eben in Wässern, Schwefelwässern, sodann am Grund von Teichen auf der Oberfläche des Schlamms usw. am ehesten gewährleistet ist. Ähnliches gilt von Eisenbakterien. Zur weiteren Klärung des Sinnes der Bezeichnung Wasserbakterien wird zweifellos sehr wesentlich beitragen die genauere Bearbeitung der Anpassung der verschiedenen Bakterien an ganz bestimmte Sauerstoffspannungen. Manche luftscheue Wasserbakterien werden im Wasser ähnlich den eben genannten Schwefelbakterien auch ohne Symbiose mit aerophilen Mikroben Orte finden, wo das Optimum des Sauerstoffgehalts für ihr Leben herrscht. Andererseits mag man sich auch vorstellen, daß sich im Wasser, zumal im bewegten, Arten mit großer Sauerstofflatitude ansiedeln, für die es gleichgültig ist, ob sie durch Strömungen an Orte mit anderer Sauerstoffspannung verschleppt werden. Vorläufig sind das alles aber Vermutungen, Hinweise auf Gegenstände künftiger Forschung.

Viele Wasserbakterien sind festgewachsene Fadenbakterien, und es unterliegt keinem Zweifel, daß solche Formen schon durch diese Eigentümlichkeit ihre Anpassung an das Leben in Wasserbecken mit bewegtem Wasser oder in Bächen dokumentieren. Als echte Wasserbakterien gehen z. B. *Cladothrix dichotoma* und Verwandte.

Solche Formen sind vielfach sauerstoffbedürftig, finden dies Gas in bewegtem Wasser reichlich und entgehen da der Konkurrenz mit nicht festgewachsenen Arten. Zumal dann, wenn es sich um nicht ganz reines oder gar um stark verunreinigtes Wasser handelt, dürfte das von Bedeutung sein, weil dann die Strömung verhindert, daß sich Fäulnisbakterien in den verschleimenden Scheiden und Gallerten der genannten Formen festsetzen und verderblich wirken. Jedenfalls ist soviel bekannt,[1]) daß eine hierhergehörige Art, *Sphaerotilus natans* (vergl. unten), nur in bewegtem Wasser, dessen Schnelligkeit mindestens etwa 20 cm pro Sekunde beträgt, gut gedeiht und sich in Form von schleimig zottigen Besätzen von „fellartigem“ Aussehen entwickelt.

Die Standorte dieser Art sind Wässer, die reich an organischen

1) Kolkwitz, R., Kryptog.flora der Mark Brandenburg, 1909, Bd. 5, S. 128

Abfallstoffen sind. Auch für Beggiatoen, die zwar nicht festgewachsen sind, aber doch am Substrat ziemlich fest adhärieren, dürfte es, nach den Erfahrungen mit Objektträgerkulturen zu schließen, von Bedeutung sein, daß sie in leicht strömendem Wasser wachsen, falls dasselbe viel organische Substanz enthält, also günstig für Fäulnisbakterien ist.

Ganz typische Wasserbakterien sind endlich viele Purpurbakterien, vor allem die mit Airosomen versehenen und so mit Schwebefähigkeit begabten. Sodann jene Bakterien, die durch Gallertausscheidungen auffallen und die mit dem unwissenschaftlichen Gattungsnamen Zooglöa belegt werden, so *Zoogloea ramigera*,[1]) die „als Klumpen von verschiedener Form und Erbsen- bis Fingergliedgröße an Zweigen, die ins Wasser ragen usw." festsitzt, übrigens auch an der Oberfläche von schmutzigem Wasser flottiert (vergl. S. 95).

Als Wasserbakterien werden ferner auch manche Krankheitserreger bezeichnet, übrigens wieder ein schlagendes Beispiel dafür, wie wenig jene Bezeichnung alle für die betreffende Art wichtigen Standorte andeutet, so der Typhuserreger, der Choleravibrio. Der letztere gilt als tropisches Wasserbakterium, das bei uns seine „gefürchteten Gastrollen" gibt. Solche Arten erinnern daran, daß für die Ökologie der Wasserbakterien im Gegensatz zu den an der Scholle klebenden Bodenbakterien kennzeichnend ist, daß sie sich innerhalb ihres Standortes weit und schnell verbreiten können. Hierüber hat man verschiedentlich Versuche angestellt; das Ergebnis eines solchen sei hier wiedergegeben:[2]) 5 Liter Nährflüssigkeit, die *Bact. prodigiosum* enthielten, und an einer Stelle bei Göttingen in die Leine geschüttet wurden, hatten sich anderthalb Kilometer stromabwärts bereits auf eine Strecke von 700 Metern auseinandergezogen; so ist es begreiflich, daß Typhus und andere Krankheiten sich durch Flußwasser so schnell über weite Strecken verbreiten können.

In diesem Zusammenhang sei noch kurz auf folgende Angaben hingewiesen:[3]) Über Zahl und Verbreitung der frei im Flußwasser lebenden, saprophytischen, auf Gelatinenährböden wachsenden Bakterien hat man ermittelt, daß ihre Zahl an der Oberfläche umgekehrt proportional der Geschwindigkeit ist (Ill bei Straßburg), daß die Zahl an der Oberfläche, aber nicht in der Tiefe schwankt: Mittags erreicht ihre Zahl ein Minimum, von Mitternacht bis zum Sonnenaufgang sind sie am reichlichsten anzutreffen; man hat hieraus auf negative Phototaxis geschlossen, die aber, wie wir wissen, keineswegs bewiesen ist (S. 306). Das Vorkommen von Aerotaxis bei Wasserbakterien ist hingegen nach unsern

1) Kolkwitz, R., Kryptog.flora d. Mark Brandenburg, 1909, Bd. 5, S. 145.
2) Busch, B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 119.
3) Rothermundt, M., Arch. f. Hyg. 1908, Bd. 65, S. 199.

früheren Ausführungen zu erwarten, und so hat man denn auch beobachtet, daß *Bact. fluorescens* in Abwässern „Schwärme" bilden kann, die infolge ihrer Aerotaxis in der Nähe der Oberfläche vorkommen.[1])

Wie aus unserer Darstellung hervorgeht, sind die Wasserbakterien entweder an reines oder an verschmutztes, zum Teil sogar sehr stark verunreinigtes Wasser angepaßt. So ist denn auch in der neueren Zeit ein für die Menschheit sehr wichtiges Sondergebiet der Wasserbakteriologie ausgebaut worden, dessen Vertreter mit Erfolg bemüht sind, aus der Mikroflora und -fauna von Abwässern, Trinkwasser und andern im menschlichen Haushalt bedeutungsvollen Wässern Schlüsse auf den Reinheitsgrad dieser Wässer zu ziehen. Wir können hier unter Verweisung auf die umfangreiche Spezialliteratur[2]) diese Frage nur flüchtig streifen. Früher war schon einmal die Rede von der Selbstreinigung der Gewässer, insonderheit der Flüsse, d. h. von der allmählichen Mineralisierung der organischen Abfallstoffe des menschlichen Haushalts. Bei dieser Reinigung kann man drei Zonen unterscheiden, erstens die Abwasserzone oder Zone der Polysaprobien, d. h. der Mikroben, die im natürlichen Konkurrenzkampf am besten bei Gegenwart großer Mengen organischer Substanz gedeihen, sei es, daß sie von solchen direkt leben, sei es indirekt, indem sie auf Zersetzungsprodukte, wie Schwefelwasserstoff usw., angewiesen sind. Ohne Einzelheiten zu bringen und ohne uns auf die, die Bakterien begleitenden andern Mikroorganismen hier einzulassen, erwähnen wir nur, daß als auffallendster Spaltpilz dieser ersten Stufe der oben schon erwähnte *Sphaerotilus natans* genannt wird, wie dort erwähnt, eine Form des fließenden Wassers, die in stehendem Wasser nur als Keimpflanze und in Zwergexemplaren vorkommt. Es ist ein jedenfalls auch in rein wissenschaftlicher Beziehung sehr interessanter Pilz, doch ist er noch ungenügend bekannt; die Literatur, die von ihm handelt, erinnert z. T. nur allzusehr an frühere Zeiten, in denen Entwicklungszustände der verschiedensten Bakterien miteinander zu einer Art kombiniert wurden. Wie es scheint, ist er mit *Cladothrix* identisch und lebt in der Cladothrixform in reineren Wässern als in der Sphaerotilusform. Sogar *Zoogloea ramigera* wird mit Vorbehalt zu diesem Formenkreis gerechnet.

Die zweite Zone bei der Flußreinigung ist die der Mesosaprobien, oder die Übergangszone, in der die Mineralisierung schon einigermaßen vorgeschritten ist, in der sich aber gleichwohl noch recht viele saprophytische Bakterien vorfinden, wenn auch viel weniger als in der ersten Zone.

1) Kolkwitz, R., Wasser u. Abwasser, Leipzig 1911, S. 372.
2) Kolkwitz, R., a. a. O., Leipzig, 1911, S. 335.

Die dritte Zone endlich ist die Reinwasserzone, in der die Mineralisierung zu Ende geführt wird. Saprophytische Bakterien treten stark zurück, es ist Gelegenheit zum Gedeihen von Eisenbakterien u. a. vorhanden.

„Bei der dritten Zone hört in bezug auf Abwässerbeseitigung das hygienische Interesse auf, während es bezüglich der Wasserversorgung des menschlichen Haushaltes, soweit diese durch Oberflächenwasser geschieht, beginnt.“[1])

Was ist nun zu sagen über die Bakterienvergesellschaftungen in Wasserleitungen? Wir können hier eine primäre Flora unterscheiden, diejenigen Bakterien, die im Wasser innerhalb der Röhren leben und sich hier erst kräftig vermehren, und die sog. sekundäre, die von außen in die Leitung hineingelangt, sei es aus dem Grundwasser, sei es aus dem Flußwasser, das die Leitung speist und sich hier eine Zeitlang lebendig erhält. Diese Unterscheidung[2]) stammt her von einer Untersuchung der Prag-Neustädter Leitung, welche ihr Wasser aus der Moldau bezieht und in welcher *Cladothrix, Leptothrix, Crenothrix, Clonothrix* zur primären Flora gehören. Während diese meist harmlose Gesellen sind, es sei denn daß sie aus mechanischen Gründen schaden, d. h. die Röhren verstopfen, ist die sekundäre Flora meist wesentlich zur Beurteilung des Reinheitsgrades des Wassers, und ihre Zusammensetzung kann auf etwaige Schäden in den Filteranlagen hindeuten.[3])

Läßt man[4]) Leitungswasser ohne weitere Zusätze stehen, so kann man beobachten, wie die darin enthaltenen Keime sich zunächst vermehren auf Kosten der geringen Verunreinigungen des Wassers. Da es sich dabei um sehr geringe Stoffmengen handelt, wird es nicht wundernehmen, zu hören, daß diese Vermehrung schon beeinflußt wird durch die geringen Spuren von Substanz, die aus den zur Aufbewahrung des Wassers dienenden Glasgefäßen in Lösung gehen. In löslichen Gläsern hat man u. U. ein anfängliches schnelleres Ansteigen der Keimzahl als in schwerlöslichen gefunden.

Auch die Metabiose in solchem sich selbst überlassenen Leitungswasser ist interessant. Es treten zuerst verhältnismäßig anspruchsvolle Arten auf, die in ihrem Wachstum bei Reinzuchtversuchen in künstlichen Nährlösungen durch viel Zucker nicht geschädigt werden.

Dann folgen anspruchslosere Arten, deren genaueres Studium zeigt,

1) Kolkwitz, R., Wasser u. Abwasser, S. 360.

2) Ruttner, F., Arch. f. d. natw. Landesdurchforsch. Böhmens, 1906, Bd. 13, S. 4. Ref. Natw. Rdsch. 1907.

3) Vgl. auch Hattori, H., Bot. mag. Tokyo, 1911, Bd. 25, S. 97.

4) Kohn, E., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 690 u. 1907, Bd. 17, S. 446.

daß sie durch große Gaben des genannten Nährstoffes schon im Wachstum gehemmt werden und essigsaure Salze oder andere mindere Nährstoffe bevorzugen. Weitere Untersuchungen führten dann zu dem Ergebnis, daß solche Formen anpassungsfähig sind und sich an größere Nährstoffmengen angewöhnen lassen: Ein im Wasserleitungswasser häufiger *Micrococcus aqueus*, dessen Kolonien auf Nährgallerte bei Zufuhr von 0,2 g Traubenzucker schon am zweiten, bei Darbietung von 2 % aber erst am 4. Tag sichtbar wurden, konnte bei allmählicher Steigerung der Zuckerzufuhr dazu gebracht werden, daß seine Kolonien auch bei Zugabe von 3 % Zucker schon am 2. Tag erschienen.

Auch eine besondere Flora des destillierten Wassers hat der Bakteriologe nachgewiesen, ein nicht eben erfreuliches Zeichen für die Reinheit des destillierten Wassers. U. a. gehört dazu auch der eben genannte *Micrococcus*. Im übrigen vergl. man die medizinisch-bakteriologische Literatur über diese Frage.

* * *

Wir müssen dieses kleine Bild von der Ökologie der Bakterien nun noch dadurch ergänzen und vervollständigen, daß wir die Standorte einiger an extreme Bedingungen angepaßten Bakterien besprechen, und zwar beschränken wir uns darauf, unter Rückverweisung auf die Kap. XI und XII noch einiges über die Bakterienflora sehr warmer und sehr kalter Standorte nachzutragen.

Zuerst die thermophilen Bakterien.[1]) Die neuere Diskussion der Biologie derselben knüpft sich in erster Linie an das Studium der früher schon erwähnten, sich selbst erhitzenden Heuhaufen.[2]) Solche erwärmen sich, wie alle andern schlecht wärmeleitenden porösen Massen, welche durchtränkt sind mit Säften, die Mikroben als Nahrung dienen können, z. B. feuchtes Laub, das der Wind zu Haufen zusammenweht, Mist, Haufen von Tabakblättern, — ferner unerwünschterweise auch Hopfenballen, usw. Die Temperatur in solchen Massen kann, wenn das Volumen derselben nicht zu gering ist, bis auf über 70 Grad ansteigen, entweder stetig oder auch unregelmäßig, in Abhängigkeit von mancherlei äußeren Faktoren. Im Verlauf dieser Erwärmung nimmt der Wassergehalt der Massen ab, es verschwinden organische Stoffe,

1) Behrens, J., in Lafars Hdb., Bd. 1, S. 601.

2) Miehe, H., Die Selbsterhitzung des Heu's. Jena 1907; dort die Litt., u. Mitt. d. deutsch. Landwirtsch. Ges. 1911, zit. n. Löhnis, F., Z. f. Gär.phys. 1912, Bd. 1, S. 68. (Hier Diskussion der Frage, ob Enzyme bei der Selbsterhitzung beteiligt sind.) Vgl. auch Düggeli, M., Ref. in B. C. II, 1907, Bd. 18, S. 638.

Zucker, Stärke. — Sauerstoff wird aufgenommen, Kohlensäure ausgehaucht, kurzum wir können sagen, die Masse atmet.

Eine geringe Produktion von Kohlensäure findet nun zwar auch dann statt, wenn das Heu sterilisiert worden ist, im übrigen aber handelt es sich bei der Erwärmung um einen biologisch bedingten Vorgang: die anfängliche Erwärmung der Haufen beruht auf der Atmungstätigkeit

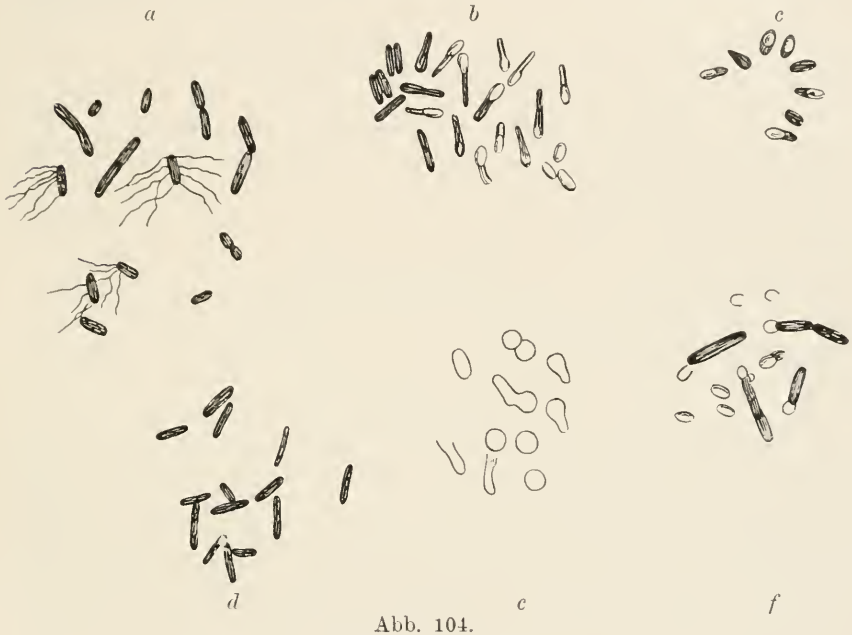


Abb. 104.

Bacillus calfactor.

a Bakterien mit und ohne Geißeln aus einer 4 Stunden alten Kultur bei 56°. *b* Bakterien mit Sporen aus einer 1 Tag alten Kultur bei 60°; einzelne freie Sporen. *c* Bakterien aus einer 4 Tage alten Kultur bei 30°, zum Teil mit Sporen; Stäbchen kurz und gedunsen. *d* Lange, schlanke Stäbchen aus einer 1 Tag alten Kultur bei 70°. *e* Blasige Schwellformen aus einer Kultur, die 15 Stunden bei 8—11° verweilt hatte. *f* Keimende Sporen bei 58°. Kultur $1^1/_2$ Stunden alt.

(Vergr. 800.) — Nach Miehe.

bestimmter Bakterien, vorausgesetzt, daß das Gras selbst tot war, ehe es zu Haufen zusammengeschichtet wurde, und zwar dürfte beim Heu wohl immer *Bact. coli foenicola* die wichtigste Rolle spielen, eine Form, die sich vom gewöhnlichen *B. coli* dadurch unterscheidet, daß sie Milchzucker nicht angreift, sowie durch einige morphologische Eigenheiten seiner Kolonien auf Nährgallerte. Ist durch dessen Atmung die Temperatur auf etwa 40 Grad gestiegen, so gehen orthothermophile

Spaltpilze, vor allem *Bac. calfactor* (Abb. 104), nicht aber, wie man noch gedruckt zu lesen findet, *B. subtilis*, ans Werk und steigern durch ihre Atmung die Temperatur weiter, bis ca. 79 Grad, soweit, daß sie endlich selbst absterben infolge der hohen Temperatur, zu deren Wirkung sich bald die schädliche Wirkung von Stoffwechselprodukten gesellt. Es wiederholt sich hier etwas Ähnliches wie bei den Gärungen: Die Bakterien verschaffen sich durch ihre Tätigkeit zuerst günstige Wachstumsbedingungen, übertreiben das aber und gehen endlich an den Folgen ihrer Stoffwechseltätigkeit selbst zugrunde. Ob das an natürlichen Standorten auch im selben Umfang stattfindet wie in der Wiesenwirtschaft, bleibt zunächst dahingestellt. Daß die genannten Bakterien die Selbsterhitzung des Heus bewirken können, hat man durch die Erfahrung sichergestellt, daß sie ausbleibt, wenn man das Heu sterilisiert, und einsetzt, sobald man steriles Heu mit Reinkulturen beider Arten impft. Wir betonen noch, daß wir mit diesen beiden Arten nur die wichtigsten der bei der Erwärmung des Heus beteiligten genannt haben, wegen anderer Mikroben, die außer ihnen in Betracht kommen, thermophiler Schimmelpilze, Aktinomyceten, u. a. sei auf die Originalliteratur verwiesen.

Ergänzend haben wir nun noch hinzuzufügen, daß in den Fällen, in welchen nicht totes Material, sondern lebendige Pflanzenmassen, etwa feuchtes Gras, sich selbst erwärmt, auch die Atmung der höheren Pflanzen selbst für die anfängliche Erwärmung verantwortlich gemacht werden muß: Systematische Versuche mit zusammengehäuften Blättern[1]) verschiedener Pflanzen haben ergeben, daß diese Erwärmung, die aufs Konto der höheren Pflanzen selbst kommt, beträchtlicher sein kann, als man früher annahm, sobald man die geeigneten Versuchsobjekte wählt: Zusammengehäufte Birnbaumblätter erwärmen sich z. B. infolge ihrer eigenen Atmung auf etwa 60 Grad im Verlauf von 27 Stunden, dann sterben sie ab, und die Temperatur sinkt, bis sich Bakterien in den Blätterhaufen entwickeln und die Temperatur nunmehr durch deren Atmung bis gegen 80 Grad steigern können. Solche Erfahrungen deuten nun wohl ziemlich sicher darauf hin, daß auf ähnliche Weise auch in unsern Breiten genügend zahlreiche Standorte sich finden werden, an denen orthothermophile Formen, deren Existenz sonst nur schwer verständlich wäre, vorkommen und wenigstens zeitweise gedeihen können; es sind dies eben typische ephemere Pflanzen, die, sobald sie Gelegenheit haben, schnell zum Leben erwachen, um, sobald die Temperatur ihnen nicht mehr zusagt, wieder in Dauerformen überzugehen. Die früher geäußerte An-

1) Molisch, H., Bot. Ztg. 1908, Bd. 66, S. 211.

nahme, daß solche Orthothermophile bei Sauerstoffentzug auch bei niedrigerer Temperatur leben können, sobald Sauerstoff ihnen entzogen wird, hat sich nicht bewahrheitet.[1]) Dabei ist aber darauf hinzuweisen, daß exakte Untersuchungen über die Frage, inwieweit sich die Kardinalpunkte der Temperatur mit der herrschenden Sauerstoffspannung verschieben, noch fehlen und sehr erwünscht wären. Desgleichen, ob solche Verschiebung auch durch Änderung der Ernährung, durch Zusatz chemischer Stoffe usw. möglich ist.[2])

Die Selbsterhitzung kann endlich zur Bildung von Heukohle führen, und man hat darauf hingewiesen, daß vielleicht manche Steinkohlenvorkommnisse ihren Ausgang genommen haben könnten von „sich selbst" erhitzenden Pflanzenmassen. Von anderer Seite wird die Bedeutung der Selbsterhitzung für das Zustandekommen von Kohlenlagern bestritten.[3])

Mau[4]) hat auch darauf hingewiesen, daß sich an Stellen, an denen solche starke Temperaturerhöhungen, stattfinden, vielleicht thermophile Krankheitserreger, wie der Tuberkelbazillus, außerhalb des warmblütigen Körpers vermehren könnten. Tatsächlich hat man bis jetzt aber nur Verwandte des genannten Krankheitserregers, so den weißlich aussehenden *Actinomyces thermophilus* und den sich grün präsentierenden *A. monosporus* gefunden, außerdem pathogene Schimmelpilze in erhitzten Heuhaufen nachweisen können. Unwillkürlich aber wendet sich der Blick in die Tropen, ob wohl dort Thermophile an Standorten, die ihre Erwärmung lediglich der Sonnenbestrahlung zu danken haben, in reichlicher Menge vorkommen. Es wurde früher schon darauf hingewiesen, daß die berüchtigten tropischen Flußmündungen, Mangrovesümpfe usw., reiche Ausbeute geben könnten, überhaupt erwärmter Sumpfboden, der vielleicht schon in unsern Breiten nach Thermophilen genauer durchforscht zu werden verdiente. Daß jene Vermutung sich als zutreffend erwiesen hat, haben wir schon gehört: Im tropischen Ackerboden erreichen die oberflächlichen Schichten so hohe Temperaturen, und zwar während ausreichend langer Zeiträume, daß die dort heimischen Thermophilen wohl gedeihen und ihren Entwicklungsgang von Spore zu Spore zurücklegen können (S. 251).

Über thermophile Eisen- und Schwefelbakterien haben wir oben einiges mitgeteilt (S. 481 u. 496).

1) Litt. bei Miehe, H., a. a. O.

2) Nachtr. Anm. Vgl. Anm. 4 auf S. 252.

3) Potonié, H. Über Selbsterhitzung von Kohle; vgl. Galle E., B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 461.

4) Miehe, H., Z. f. Hyg. 1908, Bd. 62, S. 131.

Man mag sich vorstellen, daß die Thermophilen sich im Lauf der Entwicklung des Lebens auf unserm Planeten im Kampf ums Dasein an höhere Temperaturen angepaßt haben, so der Konkurrenz mit andern Wesen sich entziehend. Es könnte sich aber auch um Relikte aus früheren Zeiten handeln, da heiße Standorte noch häufiger waren als heute. Vorläufig ist es müßig, darüber viel zu diskutieren.

Widmen wir nun den *psychrophilen* Spaltpilzen noch ein Wort! Wo man sie sucht und findet, haben wir früher schon gehört, z. B. in großen Wasserbecken, in denen die Temperatur nicht zu sehr steigt. Ich erinnere an die Leuchtbakterien unserer Breiten, über deren Temperaturansprüche sich oben (S. 250) Zahlenangaben finden. Auch in der Arktis und Antarktis wird man nach solchen Formen suchen; bisher fehlen eingehende und zureichende Angaben über die Temperatursprüche der Bakterien solcher kalter Gegenden. Zwar liegen Angaben über die Bodenflora seitens der schwedischen Südpolarexpedition von der Insel Snow Hill,[1]) ferner solche von anderer Seite von der Samojedenhalbinsel[2]) vor. In solchen Gegenden beherbergt, ganz wie bei uns, der Boden, soweit er arm an organischen Stoffen ist, wenig, solcher, der reich daran ist, viel Bakterien, die bei gewöhnlicher Temperatur (20—30 Grad) auf den üblichen Nährböden wachsen. Auf der Samojedenhalbinsel hat man auch nitrifizierende und denitrifizierende Formen nachgewiesen, und zwar in ziemlich gleicher Menge wie bei uns. Genauere Angaben über ihre Kardinalpunkte der Temperatur fehlen; man wird annehmen müssen, daß sie jeden Augenblick vorübergehender Bodenerwärmung ausnutzen. Auf Snow Hill konnten in Boden bis etwa 20 cm Tiefe Bakterien gefunden werden, in der kalten Jahreszeit wenig, in der warmen mehr, etwa 10 mal so viel. Auffallenderweise wird angegeben, daß die bei uns gemeinen Fäulnisbakterien, so *Bact. vulgare* u. a., fehlen. Im einzelnen sind derartige Befunde ganz von der Bodenqualität und sind Zahlenangaben ganz von der verwendeten Methodik abhängig. Davon im nächsten Kapitel mehr!

* * *

Wir haben in dem vorliegenden Kapitel bis jetzt hauptsächlich Daten zur Bakterienökologie gebracht, sind dabei aber vielfach zur Bakteriengeographie hinübergeglitten und wollen nunmehr fragen: Was wissen wir von der Verbreitung der Bakterienarten über die Oberfläche der Erde? Zuerst soviel, daß zweifellos viele Bakterien „Kosmopoliten“

1) Ekelöf, E., K. J. 1907, Bd. 18, S. 195.
2) Severin, S. A., B. C. II, 1909, Bd. 25, S. 470.

sind, und das hängt zum großen Teil damit zusammen, daß ihre Verbreitung so leicht und schnell erfolgt, sodann aber damit, daß die edaphischen Faktoren, wie oben ausgeführt, für ihr Gedeihen weit mehr in Betracht kommen als die klimatischen. Sonst würde man natürlich ganz dieselben Unterschiede zwischen den Bakterienflora der verschiedenen Längen und Breiten haben wie zwischen der Flora höherer Landpflanzen in verschiedenen Längen und Breiten, und nur die leichtere Verbreitungsweise der Bakterien würde etwas ausgleichend wirken. Die grünen Wasserpflanzen, die ebenfalls von klimatischen Faktoren unbhängiger sind als die Landpflanzen, zeigen deshalb Anklänge in ihrer Verbreitung an die der Bakterien: auch sie sind, natürlich nur an ihnen zusagenden Standorten, weit verbreitet auf Erden; das tritt uns besonders beim Studium seltener Wasserpflanzen entgegen, die an engumgrenzten, durch weite Zwischenräume getrennten Standorten über einen sehr großen Teil der Oberfläche unseres Planeten verstreut vorkommen.

Die soeben wiedergegebene Angabe, daß an bestimmten Stellen der Antarktis die bei uns gemeinen Fäulnisbakterien fehlen sollen, und manche andere Literaturstellen bestätigen allerdings das oben Gesagte, daß auf bakteriengeographischem Gebiet noch viel Arbeit zu leisten ist. Wir zitieren noch einige Sonderbefunde:

Für die beiden biologisch wichtigen Formen, *Bac. amylobacter* und *asterosporus*, hat man neuerdings ein sehr großes Verbreitungsareal festgestellt.[1]) *Asterosporus* wurde gefunden auf den Nordseeinseln wie auf dem malayischen Archipel, in Brandenburgs Kiefernwäldern wie in Amani und Kamerun. Gleiches gilt für *Amylobacter*, der aber bez. seiner Standorte weniger anspruchsvoll ist; er kommt in sehr verschiedenen Böden vor, während *Asterosporus* offenbar kultivierten Boden bevorzugt. — Für *Bac. mycoides*,[2]) der gleichfalls weitverbreitet ist, wird angegeben, daß er an verschiedenen Lokalitäten in Form deutlich verschiedener Stämme vorkommt.

Im Gegensatz zu den genannten dürften andere Arten nicht weitverbreitet sein. Es wurde schon erwähnt, daß manche Krankheitserreger zweifellos nur in den Tropen üppig gedeihen, bei uns nur zeitweilig eingeschleppt werden und die Erscheinung, daß manche Krankheiten überhaupt nur in gewissen Gegenden vorkommen, hängt zum Teil damit zusammen, daß die Erreger eben keine Kosmopoliten sind.

Interessant ist auch zu verfolgen, daß manche Arten mit hervor-

1) Bredemann, G., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 44.
2) Holzmüller, K., B. C. II, 1909, Bd. S. 23, S. 309.

stechenden Funktionen an gewisse Gegenden gebunden sind, während an andern Stellen andere offenbar vikariierend für sie eintreten. Denken wir an die Funktion der Stickstoffbindung: *Bac. amylobacter* (und *asterosporus*), so sahen wir, sind weitverbreitet, anders *Azotobacter*: Dieses ist zwar offenbar auch sehr weit verbreitet bei uns in Europa, in Amerika, und darf hier als der wichtigste stickstoffbindende Spaltpilz betrachtet werden. Auch in den Tropen der alten Welt ist er zweifellos nachgewiesen, in Ostafrika, auf Java, doch mehren sich die Angaben, daß er keineswegs überall vorkommt. Wir hörten schon oben (S. 517), daß er in Indien offenbar durch eine andere Art vertreten wird und daß auch auf Java andere Arten, also Stickstoffbinder, häufiger sind. Es wäre wohl nicht ganz aussichtslos, den Versuch zu wagen, *Azotobacter* in Massen auf Indiens Reisfeldern anzusäen und nach einiger Zeit zu untersuchen, ob er sich dort einbürgert. Ist das der Fall, so fehlt er dort lediglich aus historischen, aber nicht aus ökologischen Gründen.

Genauere Untersuchung würde nun wohl zeigen, daß die Areale der einzelnen Bakterienarten in dauernder Veränderung begriffen sind zumal infolge des umwälzenden Einflusses, den menschliche Kultur allerorten ausübt. Auf die allbekannte Tatsache, daß der Mensch und Kulturpflanzen wie Haustiere Bakterien überall mitschleppen, haben wir oben hingewiesen, und auch die Tatsache, daß *Bac. asterosporus* nur auf beackertem Land, ziemlich unabhängig vom geographischen Ort vorkommt, redet eine deutliche Sprache. Daß der Mensch in gewissen Fällen mit Absicht und auch mit Erfolg den Verbreitungsbezirk mancher Bakterien erweitert, sehen wir aus den geglückten Versuchen, bestimmte Knöllchenbakterien auf Äckern anzusiedeln, auf denen sie bis dahin fehlten (Kap. XIX).

Kapitel XIX.

Bakterien des Ackerbodens, der Wiesen und Wälder.

Nachdem wir uns in großen Zügen über die Verbreitung der Bakterien auf der Erde unterrichtet haben, wird es sich lohnen, noch einen Blick zu werfen auf einige besondere Bakterienstandorte in der Natur, die vom Menschen geschaffen worden sind und dauernd unterhalten werden, Standorte, die für ihn von so großer Wichtigkeit sind, daß man der Frage nach der Bedeutung der dort lebenden Bakterien nicht ausweichen kann.

Wir beginnen mit dem Ackerboden[1]), wollen aber gleich betonen, daß die Bakteriologie nur ein Teil der Mikrobiologie des Ackerbodens ist; denn wir finden Algen, höhere Pilze und niedere Tiere[2]) neben den Bakterien. Im folgenden beschränken wir uns im wesentlichen auf die letzteren, der Umgrenzung unserer Aufgabe entsprechend. Schon mit Rücksicht auf die Physiologie der Bakterien muß es ein rein wissenschaftliches Interesse haben, die Frage zu studieren, wie sich das Bakterienleben verhält an einem Orte, von dem die Pflanzenstoffe zum großen Teil mit der Ernte regelmäßig fortgeführt werden und auf welchem dieser Entzug von Stoffen durch Zufuhr von natürlichem oder künstlichem Dünger stets wieder wettgemacht werden muß. Aber auch in der praktischen Landwirtschaft spielt die Frage nach den Bodenbakterien eine große Rolle, und ihre Bedeutung ist vielfach umstritten. Wir sehen sich zwei Parteien befehden, die extremen Vertreter der einen glauben die Bedeutung mancher Bodenbakterien nicht hoch genug einschätzen zu können, die andere leugnet ihre Bedeutung beinahe gänzlich, abgesehen von den Stickstoffverbindungen spendenden Knöllchenbakterien der Leguminosen. Es dürfte sich mit der Zeit herausstellen, daß auf diese Weise manche Forscher nach der einen Seite hin, manche nach der anderen Seite hin durch Übertreibungen „gesündigt" haben; das hat gleichwohl den Vorteil gehabt, daß sie durch scharfe Fassung der Probleme und

1) Es sei hauptsächlich verwiesen auf Behrens, J., in Lafars Hdb., Bd. 3, S. 437.

2) Über Protozoen vgl. Wolff. M., B. C. II, 1912, Bd. 33, S. 314.

Formulierung ihrer Anschauungen wissenschaftlichen und praktischen Nutzen gestiftet haben; und es zeigt sich allmählich, daß doch auch auf dem Gebiete der Ackerbodenbakteriologie auf einer mittleren Linie eine Einigung möglich sein wird.

Überblicken wir die allerdings fast unübersehbare Literatur über die Bakteriologie des Ackerbodens, so sehen wir, daß sich die wissenschaftlichen Bestrebungen auf diesem Gebiet in zwei Richtungen bewegen. Die einen Arbeiten suchen zu ermitteln, ob in einer gegebenen Bodenprobe unter gewissen Bedingungen überhaupt reichliches Leben von Bakterien, gleichgültig welcher Art, herrscht, und daraus rückzuschließen auf die Fruchtbarkeit des Bodens auch für Kulturpflanzen, ein Schluß, der natürlich nur dann zulässig ist, wenn man sein Augenmerk richtet auf Lebensbedingungen, die für das Gros der Bakterien und der Kulturpflanzen in gleicher Weise unerläßlich sind, oder auf Nährstoffe, die von allen Pflanzen aus gleichen Bindungsformen assimiliert werden. Von einem Boden, in dem Bakterien in großer Zahl sich finden und sich stark vermehren, kann man, um ein beliebiges Beispiel herauszugreifen, mit einem gewissen Vorbehalt schließen, daß er genügende Mengen an nutzbaren Phosphaten auch für Kulturpflanzen enthält, denn ohne solche würden natürlich auch Bakterien nicht gedeihen können; etwaige Unfruchtbarkeit solchen Bodens müßte also andere Ursachen haben als Phosphatmangel; oder aber: ein starkes Bakterienwachstum in einer Bodenprobe würde darauf hinweisen, daß allzustarke, den meisten Bakterien wie den Kulturpflanzen schädliche Säuerung des Bodens nicht Ursache eines schlechten Ertrags sein kann, daß also Kalkung des Bodens in diesem Fall wohl keine Abhilfe schaffen würde. In solchen Fällen wird die bakteriologische Untersuchung natürlich mit der chemischen Hand in Hand gehen müssen. Die anderen bodenbakteriologischen Untersuchungen stützen sich gerade im Gegenteil auf die Erfahrung, daß der Stoffwechsel vieler Bakterien von dem der höheren Pflanzen in bestimmten Punkten abweicht. Sie forschen nach Nitrifikation, Stickstoffbindung und -entbindung im Boden und streben dem Ziel zu, die Bodenverhältnisse derart zu verändern, daß den für den Landmann schädlichen Formen das Handwerk gelegt wird und die andern tunlichst durch geeignete Maßnahmen gefördert werden. — Dies zunächst zur allgemeinen Orientierung.

Wir wollen dem kurzen Abriß der Ackerbodenbakteriologie eine noch kürzere Besprechung der bodenbakteriologischen Methodik vorausschicken. Daß man versucht hat, die Bodenbakterien direkt oder nach geeigneter Verdünnung unter dem Mikroskop zu zählen, haben wir oben schon erwähnt (S. 534). Diese Methode, so sagten wir, hat zunächst

etwas sehr Bestechendes, muß aber noch weiter ausgearbeitet werden, ehe sie zum Ziel führen kann. Z. B. dürfte es nicht immer leicht sein, lebende und tote Bakterien zu unterscheiden, und an eine Artunterscheidung würde zunächst überhaupt nicht zu denken sein. — So hat man sich denn sehr häufig, um den Bakteriengehalt eines Bodens zu bestimmen, der sog. Zählplattenmethode zugewendet: Man[1]) liest zu diesem Zweck größere Teilchen, z. B. Steinchen aus, mischt dann die Probe gründlich, wiegt etwa 20 g ab, schwemmt dieselben in 400 ccm Wasser auf, entnimmt nach Umschütteln davon 25 ccm mit steriler Pipette, überträgt diese wiederum in einen Kolben mit 400 ccm Wasser, überträgt aus diesem wiederum 25 ccm in einen dritten Kolben mit 400 cm und wiederholt diese Prozedur noch ein- oder bei sehr bakterienreichen Böden noch zweimal. Von der letzten Verdünnung werden endlich 1 bis 2 ccm in geschmolzenen Nähragar übertragen, in Petrischalen ausgegossen, bei 20 Grad aufbewahrt und nach 10 Tagen die Kolonien — auf einer Platte mögen etwa 500 erwachsen sein —, unter Zuhilfenahme einer Lupe gezählt. Durch Auszählung einer größeren Zahl von Parallelplatten stellt man den wahrscheinlichen Fehler fest und kann dann ohne Schwierigkeiten ermitteln, aus wie großen Unterschieden in der Kolonienzahl auf Platten, die mit verschiedenen Böden beimpft sind, man auf einen Unterschied im Bakteriengehalt der Böden schließen darf. Die große Schwäche der Methode liegt offenbar darin, daß man nie Bedingungen schaffen kann, die allen Bakterien, nicht einmal allen heterotrophen, von andern ganz zu schweigen, genügen; so werden z. B. anaerobe Bakterien, die sich doch auch an den bakteriellen Umsetzungen im Boden beteiligen, höchstens teilweise mitgezählt, und es zeigt sich denn auch, daß die Resultate dieser Zählplattenmethode sehr stark von der Qualität des Nährbodens und sonstigen Zuchtbedingungen beeinflußt werden.

Verwendet man[2]) Agar, der Pepton und Fleischwasser enthält, so erwachsen bei gleicher Beimpfung viel weniger Kolonien als bei Verwendung eines Agars mit weinsaurem Ammon und Nährsalzen. Noch mehr Kolonien wachsen, wenn man dem Agar wässerigen Bodenauszug und Kaliumphosphat, sonst keine Nährstoffe hinzufügt, und eine noch größere Zahl, wenn man zur Herstellung des Agars Bodenauszug verwendet, der durch Behandlung des Bodens mit 0,1% Sodalösung gewonnen wird, d. h. sehr reich an Humusstoffen ist. Auf Böden, die allzureich an Pepton sind, wachsen offenbar die zuerst aufkommenden Ko-

1) Engberding, D., Diss. Göttingen 1909.
2) Fischer, H., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 457.

lonien so rasch, daß sie durch ihre Stoffwechselprodukte Nachzügler gänzlich unterdrücken. Schließlich hat man festgestellt, daß ein Agar, der „Nährstoff Heyden", d. i. ein Albumosepräparat enthält, relativ brauchbar für Zählversuche ist; zwar wachsen auch auf ihm keineswegs alle Keime, die im Boden vorhanden sind, zu Kolonien aus, doch gibt solcher Heydenagar bei Untersuchung mehrerer Böden gut vergleichbare Resultate, d. h. das Verhältnis der Keimzahlen ist einigermaßen richtig, wenn auch nicht die absoluten Keimzahlen.[1])

Prinzipiell richtiger als die „Plattenzählmethode" ist aber zweifellos die „Kohlensäuremethode".[2]) Diese besteht darin, daß man einige Kilo Boden in ein geschlossenes Gefäß füllt, nun einen je nach Bedarf langsameren oder schnelleren, entkohlensäuerten Luftstrom hindurchschickt und die während der Versuchsdauer von den Bodenmikroben ausgehauchte Kohlensäure bestimmt. So mißt man eine Leistung und nicht die Zahl, die wenig besagt, weil man sie doch nicht exakt bestimmen kann, und weil auch nicht alle Keime, die auf den Platten wachsen, am natürlichen Standort gleich leistungsfähig waren. Bei der Kohlensäuremethode hingegen weilen die Bodenbakterien unter annähernd denselben Bedingungen wie im Ackerboden selbst. Auch werden bei ihr die Atmungsleistungen der Anaeroben sowie anderer Bodenmikroorganismen, die auf den Platten nicht wachsen, mit in Rechnung gestellt.

Im einzelnen kann man dann entweder so vorgehen, daß man die Kohlensäureproduktion ohne weitere Zusätze von Stoffen zum natürlichen Boden ermittelt und sich so ein Bild von der Leistungsgröße der Bodenbakterien verschafft, oder man kann auch bestimmte Stoffe, etwa Nährsalze, hinzufügen und aus einem dann erfolgenden Anschwellen der Kohlensäureproduktion schließen, daß in dem betr. Boden Mangel an Nährsalzen der das Bakterienleben beschränkende Faktor ist, somit Nährsalze möglicherweise auch zum üppigen Gedeihen von Kulturpflanzen nicht in ausreichender Menge vorhanden sind.

So wurde z. B. durch lehmigen Feldboden während 5 Tagen entkohlensäuerte Luft hindurchgeleitet, und es ergab sich, daß in dieser Zeit je 6 Kilo dieses Bodens

ohne Zusatz	145
mit Zusatz von 90 g Magnesiumsulfat	400
mit Zusatz von 30 g Ammonsulfat .	860
mit Zusatz von 6 g Superphosphat. .	300 mg

1) Engberding, D., a. a. O.

2) Behrens, J., Ztsch. f. Bot. 1910, Bd. 2, S. 787. Hesselink van Suchtelen, F. H., B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 1. Lemmermann, O., Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 186. Stoklasa, J., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 385.

Kohlensäure aushauchten; zumal durch Zufuhr von stickstoffhaltiger Nahrung konnte also in diesem Fall die Bakterientätigkeit wesentlich gehoben werden, ein Beweis, daß der Boden an diesen Nährstoffen jedenfalls keinen Überschuß enthielt.[1])

Neuerdings schlägt man vor[2]), um sicher zu sein, daß nicht etwa der Mangel an organischen Stoffen der die Bakterientätigkeit bei solchen Bodenversuchen beschränkende Faktor ist, dem Boden Zellulose als Energiematerial für die Bodenbakterien hinzufügen, dann zunächst nach Beigabe aller erforderlichen Nährsalze, hierauf nach sukzessivem Weglassen je eines Nährsalzes die Kohlensäureproduktion zu messen, so zu ermitteln, welches von diesen in unzureichender Menge vorhanden ist und auf diese Weise eine Direktive für die Art der zur Erhöhung der Leistungsfähigkeit des Bodens nötigen Düngung zu erlangen. — Will man keine Kohlensäurebestimmungen machen, so ändert man[3]) die Methode in sinngemäßer Weise z. B. derart ab, daß man in einem Kolben auf einer Probe des zu untersuchenden Bodens eine Scheibe Filtrierpapier ausbreitet und nun zusieht, unter welchen Bedingungen die Lösung der Zellulose durch Bodenbakterien am schnellsten erfolgt, und ob man die Schnelligkeit durch Zufuhr bestimmter Nährsalze fördern kann.

Sehen wir von diesen Zelluloseversuchen ab, so haben die Plattenzähl- und die Kohlensäuremethode offenbar den Zweck, möglichst alle im Boden lebenstätigen Bakterien ohne Rücksicht auf Besonderheiten ihres Stoffwechsels zu fassen. Im Gegensatz zu ihr treten nun diejenigen Methoden, welche bezwecken, festzustellen, in welchem Maße Bakterien mit besonderen, für den Landmann wichtigen Befähigungen — seien es im übrigen schädliche oder nützliche — im Boden hausen. Diese Methoden laufen auf Anhäufungskulturen hinaus: So wurde Boden mit Wasser sehr stark verdünnt und dann abgemessene Portionen dieser Aufschwemmungen in Lösungen, welche für stickstoffbindende, stickstoffentbindende, nitrifizierende Bakterien günstig sind, übertragen und nach angemessener Zeit die darin erfolgten chemischen Umsetzungen festgestellt. Dieser Methode haften wegen der kleinen, in starker Verdünnung zur Verwendung gelangenden Impfmenge starke Fehler an.

Diesen Fehler vermeidet eine prinzipiell gleiche Methode[4]), die ebenfalls „Bakterienleitgruppen“ aufstellt, nämlich Fäulniserreger, nitrifizierende, denitrifizierende und stickstoffbindende Bakterien, und die-

1) Hesselink v. Suchtelen, a. a. O.
2) Niklewski, B. C. II, 1912, Bd. 32, S. 209.
3) Christensen, H. C., B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 449.
4) Remy, Th., B. C. II, 1902, Bd. 8, S. 657, u. 1907, Bd. 18, S. 315.

selben herauszüchtet aus Bodenproben, welche als Impfmaterial dienen für peptonhaltige Lösungen um die Fäulniskraft, für ammonsalzhaltige um die Nitrifikationskraft, für Nährlösungen, die Stickstoffbindern günstig sind, um die Stickstoffbindungskraft und endlich für solche, die für Denitrifikation taugen, um die Stickstoffentbindungskraft eines Bodens zu ermitteln. Je 100 ccm jeder Lösung werden mit 10 g des zu untersuchenden Bodens geimpft und nun die Umsetzungen nach einiger Zeit mittels der chemischen Analyse festgestellt. Mannigfache Abänderungs- und Verbesserungsvorschläge liegen vor: Statt Wasser wird auch Bodenextrakt[1]) für die Herstellung der Lösungen verwendet. Statt Pepton wird, wenn die Fäulniskraft ermittelt werden soll, Nährstoff Heyden[2]) (S. 562) genommen. Auch hat man anstelle von Lösungen mit diesen durchtränkte Gipsplatten[3]) verwendet, um die Durchlüftung zu steigern. —

Diese Methode mit ihren verschiedenen Abänderungen ist sehr lebhaft umstritten worden, ein Zeichen, wie anregend sie gewirkt haben muß.[4]) Man hat ihr mit Recht vorgeworfen, daß mit dem Boden in die Lösungen nicht nur Bakterien, sondern auch ein unbekanntes, von Fall zu Fall wechselndes, bestenfalls nur durch langwierige, chemische Analysen zu ermittelndes Gemisch von Nähr- und Reizstoffen eingeführt wird, das die Klarheit, zumal Vergleichbarkeit der Ergebnisse trübt. Wenn man versucht, den Einfluß der eingeimpften Bodenprobe dadurch zu eliminieren, daß man von vornherein den obengenannten Lösungen solche etwa in Betracht kommende Nähr- und Reizstoffe im Überschuß hinzufügt (z. B. Humate, Phosphate usw.), so verstärkt man den Fehler, der der Methode ohnehin anhaftet: Die Methode verfehlt ihren ursprünglichen Zweck, indem die Lösungen in zu hohem Grad elektiv werden: Das Endresultat wird weniger beeinflußt durch die Zahl der eingeimpften Keime als durch die Qualität der Lösung. Wenn z. B. in einem Boden auch nur wenig Fäulnisbakterien vorhanden sind, so werden sie sich doch in Peptonlösungen, zumal bei Gegenwart der anderen Bakteriennährstoffe, enorm vermehren; so wird dem Boden ungerechtfertigter-Weise eine starke Befähigung zur Eiweißzerlegung zugeschrieben wer-

1) Löhnis, F., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 362. Buhlert u. Fickendey, B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 349.

2) Vogel u. Zeller, B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 418.

3) Remy, Th., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 561.

4) Fischer, H., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 654, 1909, Bd. 24, S. 62. Löhnis, F., B. C. II, 1905, Bd. 14, S. 1, 1909, Bd. 24, S. 183. Löhnis, F., u. Parr, A., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 518. Remy, Th., u. Rösing, B. C. II 1911, Bd. 29, S. 36. Ritter, G. A., B. C. II, 1912, Bd. 33, S. 116.

den. Ganz dasselbe gilt für den Fall, daß man etwa die stickstoffbindende Kraft untersuchen will. Nur die Nitrifikationskraft kann nach übereinstimmendem Urteil vieler Forscher[1]) durch die erwähnte Methode festgestellt werden, da nitrifizierende Bakterien sich verhältnismäßig langsam vermehren und somit lebhafte Nitrifikation im Kolben darauf hinweist, daß auch im Boden diese Bakterien lebhaft tätig waren; starke Durchlüftung der Lösung ist aber erforderlich.[2])

Kann man also nur bei sehr kritischer Anwendung dieser Methode verhindern, daß sie die Zusammensetzung des Bodens falsch widerspiegelt und allzusehr nivellierend wirkt, so kann sie doch bei entsprechender Abänderung — man kann fast sagen Umkrempelung — wertvoll sein: Statt dem ursprünglichen Zweck der Methode entsprechend durch Einimpfen einer unbekannten Bakterienflora in bekannte Nährlösungen die Zusammensetzung und Tätigkeit jener im Boden zu ermitteln, kann man umgekehrt die unbekannten Eigenschaften eines Bodens durch Einführung eines bekannten Impfmaterials ermitteln.[3]) Wenn z. B. in einer Lösung, die Mannit enthält und reichlich mit Boden von unbekannter Zusammensetzung geimpft ist, sich *Azotobacter* nicht entwickelt, und zwar auch dann nicht, wenn man mit einer Reinkultur des genannten Spaltpilzes impft, so ist das ein Zeichen dafür, daß dem Boden bestimmte Nährstoffe für diesen Spaltpilz fehlen, und es ist Sache weiterer Versuche, zu ermitteln, ob es sich dabei um Kalium, Kalzium oder — das dürfte besonders häufig der Fall sein — Phosphate handelt. So sind wir denn wieder zur selben Fragestellung zurückgekehrt, von der man sich auch bei der oben genannten Kohlensäuremethode hat leiten lassen, nur daß man dort die Leistung aller Bodenbakterien, hier aber das Wachstum einer bestimmten Art als Indikator benutzt, was u. U. Vorteile hat, weil man dann die Kenntnis der physiologischen Eigenart der betr. Art, beim *Azotobacter* z. B. dessen großes Bedürfnis an Phosphaten, mit verwerten kann.

Aus unseren Ausführungen geht soviel hervor: Die Bodenbakteriologie hat verschiedene Fragestellungen, darum auch verschiedene Methoden: Jeder Forscher auf diesem Gebiet wird seine Methoden seinem Sonderzweck anpassen müssen.[4]) Allgemein darf aber soviel gesagt werden: Bei allen bodenbakteriologischen Untersuchungen, welche zum Ziel haben, das Vorkommen und die Leistungsfähigkeit der Bakterien

1) U. a. auch Engberding, D., Diss. Göttingen 1909.
2) Barthel, C., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 108.
3) Dzierzbiecki, A., Bull. de l'ac. d. sc. Cracovie, cl. math. nat. 1910, S. 21.
4) Löhnis, F., B. C. II, 1909, Bd. 24. S. 183.

draußen im Boden durch das Experiment zu erschließen — wir haben gesehen, daß das nur für einen Teil der bodenbakteriologischen Untersuchungen gilt —, wird man auch im Experiment die Bakterien unter möglichst naturgemäßen Bedingungen züchten, d. h. nicht in Lösungen, sondern im Boden selbst oder doch in Bedingungen, die denen des Standorts möglichst nachgeahmt sind.[1]) Wir werden gleich hören, daß die einzelnen Arten schon auf geringe Schwankungen des Wassergehalts durch Umsteuerung ihres Stoffwechsels reagieren, und so ist klar, daß sie bei Kultur in Lösungen ganz anders sich betätigen werden, als wenn man ihre Tätigkeit bei Zucht auf Bodenproben untersucht. Man darf allerdings dabei nicht vergessen, daß kleine Bodenproben, auf die man im Laboratorium angewiesen ist, auch ihrerseits nur annähernd natürliche Bedingungen schaffen.[2])

* * *

Unter allen Böden wird der Ackerboden in seinen verschiedenen Ausbildungsformen als der bakterienreichste bezeichnet. In einem Gramm Boden können z. B. weit über 50 Millionen Bakterienkeime vorhanden sein. Solche und ähnliche Zahlen, welche in großer Menge vorliegen, gelten natürlich immer nur für ganz bestimmte Bedingungen; sie schwanken je nach der Qualität des Bodens, nach der Jahreszeit, nach der Witterung, die herrscht, wenn man die Probeentnahme vornimmt, sie schwanken besonders stark auch mit der Methode, die man verwendet. Den Reichtum des Ackerbodens an Bakterien kann man zum Teil darauf zurückführen, daß eben jener Bodenzustand, wie er für die Wurzelsysteme unserer Kulturgewächse günstig ist und vom Landmann erhalten wird, vor allem richtiges Maß der Luft- und Wasserzufuhr, auch für viele Bakterien gute Bedingungen bietet. Durch künstliche Zufuhr organischer Stoffe kann man diese Bedingungen für die gewöhnlichen, heterotrophen Bakterien noch günstiger gestalten. Hierfür ein Zahlenbeispiel. Der Bodenprobe eines Versuchsfeldes in New Jersey wurde um die Mitte des Dezember Dextrose, und zwar ein Gramm pro Pfund Boden zugesetzt. Nach drei Wochen betrug der Gehalt an gewöhnlichen saprophytischen Bakterien, der mittels der „Plattenzählmethode“ festgestellt wurde, reichlich 57 Millionen pro Gramm, während ungezuckerter Boden nur gegen 8 Millionen enthielt; eine doppelt so starke Zuckergabe erhöhte die Zahl sogar auf 75 Millionen. Auch Zugabe von zitronensaurem Natrium ließ die Keimzahl außerordentlich steigen. Nach

1) Alfred Koch. 2) F. Löhnis.

einiger Zeit machte sich aber dann in den genannten Böden (welche in irdenen Töpfen aufbewahrt wurden) eine starke Abnahme der Zahl geltend, und zwar war diese Abnahme in den behandelten Böden verhältnismäßig weit stärker als in den unbehandelten. Um Mitte Februar enthielten nämlich die mit Dextrose versetzten Böden noch etwa $4^1/_2$ Millionen, die unbehandelten noch reichlich 3 Millionen Keime. Einige[1]) weitere Versuche, welche mit dem Lehmboden eines Göttinger Versuchsfeldes ausgeführt wurden, zeigten prinzipiell dasselbe: daß ein Zusatz von 3 g Zucker zu 6 k Boden schon in den ersten anderthalb Tagen ein starkes Anschwellen der Bakterienzahl, gemessen mit der Kohlensäuremethode, und dann ein Nachlassen derselben zur Folge hatte. Zugabe von Stroh zu dem Boden bewirkte, daß erst nach 8 Tagen ein Maximum der Bakterienzahl erreicht war und dann ein Nachlassen erfolgte. — Neben den oben genannten und z. T. nachher noch genauer zu betrachtenden Eigenschaften des Ackerbodens, Lüftung, Wassergehalt, Wärme usw., wird also der Keimgehalt des Bodens wesentlich auch durch den Gehalt an organischen Stoffen reguliert. Daneben darf natürlich auch der Gehalt an mineralischen Stoffen nicht vernachlässigt werden. Einige Beispiele dafür haben wir gebracht, als wir die Methoden, vermittels deren die Bakterienzahlen erhalten wurden, besprachen (S. 562). Man kann im allgemeinen sagen, daß eine Kalkung des Bodens die Bakterientätigkeit erhöht, obwohl diese Regel Ausnahmen erleidet und nicht für alle Böden gilt.[2])

Als ganz besonders bedeutsam hat sich der Wassergehalt[3]) erwiesen. Z. B. zeigte die Kohlensäuremethode, daß die Intensität der Bakterientätigkeit auf geringe Schwankungen desselben sehr deutlich reagiert; im Göttinger Versuchsfeld liegt das Optimum bei ca. 75% der Wasserkapazität. Diese Zahl schwankt natürlich mit der Qualität des Bodens und mit der Temperatur. Das Minimum liegt im selben Boden bei $4^1/_2$%, bei so geringem Wassergehalt unterbleibt auch dann, wenn organische Substanz als Atmungsmaterial zugegen ist, die Kohlensäurebildung. Frost setzt die Bakterientätigkeit herab, doch hebt diese bei einer Temperatur von etwa 10^0 in kurzer Zeit wieder an, wie sowohl die Kohlensäuremethode als auch Zählversuche zeigen. Künstliche Durch-

1) Hesselink van Suchtelen, F. H., Diss. Götting. 1910, auch B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 45.

2) Fischer, H., Ref. B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 263. Fischer, H., Schneider, P., Wohltmann, F., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 304. Über Stickstoffverluste durch Kalkung vgl. Koch, A., J. f. Ldwsch. 1911, S. 85.

3) Hesselink von Suchtelen, a. a. O. Engberding, D., B. C. II, 1911, Bd. 23, S. 569. Vgl. auch Conn, H. J., B. C. II, 1911, Bd. 32, S. 198.

lüftung des Bodens fördert die Kohlensäureproduktion zunächst stark, später aber nur in geringem Maße, bei der Plattenzählmethode kann sogar in bestimmten Fällen keine Erhöhung der Keimzahl durch Lüftung gefunden werden; jederzeit kann aber bei Gegenwart guten Atemmaterials, z. B. nach Zuckerzusatz zum Boden, die Erhöhung der Kohlensäureproduktion durch Lüftung ermittelt werden, und zwar ebenfalls am deutlichsten in der ersten Zeit der Versuche. — Gut bearbeiteter Boden zeigt ein regeres Bakterienleben als nicht bearbeiteter; das hängt mit der besseren Durchlüftung und der größeren wasserhaltenden Kraft des zerkleinerten Bodens zusammen.

Es erhebt sich nun die Frage, woher es kommt, daß im Ackerboden im allgemeinen so viele Bakterien nachweisbar sind. Ist das nur eine Folge davon, daß, wie eben gezeigt, die Bedingungen dort für das Bakterienleben günstig sind, handelt es sich nur um sogenannte autochthone Bakterien, die als Keime jederzeit vorhanden sind, und sich unter günstigen Bedingungen ungeheuer lebhaft vermehren, oder fließt außerdem noch eine andere bakterienhaltige Quelle, welche immer wieder neue Keime zuführt, um etwaige Ausfälle zu ersetzen. Das letztere ist nun der Fall, und die Quelle, durch welche dem Ackerboden stets neue Bakterien zugeführt werden, ist der organische Dünger. Wie alle an organischen Stoffen sehr reiche Massen enthält auch der Mist eine sehr reiche Bakterienflora; die Selbsterwärmung, welche Düngerhaufen zeigen können, deutet das schon an. In einem Gramm Kuhkot können 1—200 Millionen Keime nachgewiesen werden[1]), und so liegt denn auch eine sehr große bakteriologische Literatur über die Düngerbakterien vor. Schon beim Lagern des Mistes sind eine Unzahl heterotropher Bakterien in ihm tätig und bewirken Umwandlungen, die günstig für die Ernährung der Kulturpflanzen sind, insofern als es sich um Mineralisierung handelt, andere allerdings arbeiten auch gegen das Interesse der Menschheit, indem sie Stickstoff gasförmig in die Luft entweichen und so Verluste an wertvollen Stickstoffverbindungen eintreten lassen.[2]) Die Frage, wie dieser Verlust zustande kommt, ist nun sehr eingehend behandelt worden. Entweder wird der bei der Fäulnis der Eiweißkörper und anderer organischer Stoffe entstehende Ammoniakstickstoff direkt in die Luft entweichen, oder aber er wird im Düngerhaufen nitrifiziert, und es werden sodann die Nitrate und Nitrite vergast, oder aber der organisch gebundene und der Ammoniakstickstoff wird direkt unter Bildung von

1) Behrens, J., in Lafars Hdb., Bd. 3, S. 416.

2) Immendorff, Jahrb. d. d. Landwirtschaftsgesellschaft 1906, Bd. 21. Ref. B. C. II.

freiem Stickstoff in Freiheit gesetzt — auf eine übrigens noch unbekannte Weise. Während nun für die letztgenannte Annahme die Beweise fehlen, ist neuerdings eine Anschauung, welche viele Forscher, schon der Entdecker der nitrifizierenden Bakterien (Kap. XVI), vertreten hatte, weiter begründet worden[1]), daß sich nämlich im Hofdünger nitrifizierende, sodann denitrifizierende Bakterien kräftig entwickeln. Nitrosobakterien können im Hofdünger stets nachgewiesen werden. Kommen ihre Keime auch in Harn und Kot nicht vor, so gelangen sie doch aus dem Erdboden stets in den Mist, dessen Lagerstätten somit dauernd von ihnen infiziert sind. In einem Falle wurde gefunden, daß Hofdünger schon wenige Tage nach dem Aufbringen auf die Lagerstätte Nitritbakterien enthielt, und daß dann deren Zahl innerhalb vier Wochen auf einige Zehntausende pro Gramm Mist anschwoll. Hierauf nahmen sie allmählich wieder ab, um schließlich ganz zu verschwinden. Jedenfalls kann somit durch ihre Tätigkeit der Ammoniakstickstoff, welcher durch den Stoffwechsel von Fäulnisbakterien aus organischen Stoffen entsteht, in eine Form gebracht werden, in welcher er der Denitrifikation verfallen kann. Wenn man im Mist nicht immer Nitrate und Nitrite nachweisen kann, so hängt das damit zusammen, daß dieselben sofort nach Maßgabe ihrer Entstehung denitrifiziert werden. Die organischen Stoffe des Mistes hindern also jedenfalls die Tätigkeit der Nitrifikationsbakterien nicht. Im Tiefstalldünger fehlen im Gegensatz zum Hofdünger Nitritbakterien fast ganz. Das mag mit dem mangelnden Luftzutritt zusammenhängen, sodann auch mit dem reichen Gehalt an Jauche. Denn diese enthält zwar Ammonverbindungen in Menge, die nitrifiziert werden könnten, aber, wie behauptet wird, auch „spezifische organische Stoffe", deren nähere Charakteristik noch aussteht, welche die Entwicklung der Nitrit- und Nitratbakterien hindern. Wird Hofdünger mit Jauche begossen, so kann das begreiflicherweise überaus schädlich sein, da die fraglichen Stoffe in dem Harn verdünnt werden und nunmehr die Ammonsalze desselben den nitrifizierenden, sodann den denitrifizierenden Bakterien des Düngers preisgegeben werden. So erklärt sich denn der Erfolg der von der Praxis getroffenen Maßregeln gegen Stickstoffverluste, wie festes Lagern, getrennte Aufbewahrung von Mist und Jauche usw. ohne Schwierigkeiten. Doch kehren wir nach dieser Abschweifung zum Ackerboden zurück.

Es wird dieser durch den Dünger, der somit nicht nur durch seinen Gehalt an totem Material, sondern auch als Impfmittel wirkt, dauernd mit Bakterien überschwemmt, die sich mit der autochthonen Flora des

1) Niklewski, B., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 388.

Bodens mischen, ohne daß wir ganz scharfe Grenzen zu ziehen in der Lage wären, und wir finden endlich in ihm die meisten uns bekannten Arten: eiweißzersetzende, Gerüstsubstanzen zerstörende, Kohlehydratvergärer, stickstoffbindende und entbindende, Nitrifikationsbakterien, Wasserstoff oxydierende Schwefelbakterien. Und welche sich jeweils entwickeln und die anderen zurückdrängen, hängt zum kleinen Teil von ihrer Individuenzahl, weit mehr aber von den Bedingungen wie Temperatur, Durchlüftung, Chemismus des Substrates ab. Alle diese massenhaften Bakterien entbinden nun, wie oben gezeigt, bei ihren Atmungs- und Gärungsvorgängen Kohlensäure, daneben auch Wasserstoff, und hierdurch wird die sogen. Krümelstruktur befördert, wie man im Gegensatz zur Einzelkonstruktur die Struktur des durchlüfteten lockergelagerten Bodens bezeichnet. Die Kohlensäure wirkt ähnlich wie im Brotteig, der Acker geht auf, er wird gar. So wirkt also Düngung mit organischen Stoffen, eventuell Gründüngung dadurch, daß sie Atemmaterial für Bakterien liefert, indirekt günstig auf die Gare des Bodens ein, dessen Hohlraumvolumen sich infolge davon so gestaltet, wie es sowohl mit Rücksicht auf die wasserhaltende Kraft, als auch mit Rücksicht auf das Eindringen der Wurzeln von Wert für die Kulturgewächse ist. Es sei noch erwähnt, daß man auch im kleinen Versuch, durch Reinkulturen, Krümelstruktur erzielen kann, z. B. in einem mit Nährlösung beschickten Glasgefäß, dessen Boden mit einer Schicht von kohlensaurem Kalk bedeckt ist. Es geht derselbe aus der ihm zu Beginn eigenen Einzelkonstruktur durch die Bakterientätigkeit in Krümelstruktur über.

Allbekannt ist es, daß die Ackergare, besonders auch durch die Brache, d. h. durch das über längere oder kürzere Zeiträume sich erstreckende Nichtbebauen des umgestürzten Bodens befördert wird. Während der Brache vermehren sich die Bakterien stark[1]), auf diese starke Zunahme folgt schließlich eine langsame Abnahme, und so wirkt denn die Brache derart, daß durch die Tätigkeit der Bodenbakterien massenhaft Kohlensäure produziert und der Boden gelockert wird; daneben findet während der Brache auch eine weitgehende Mineralisierung organischer Stoffe statt. Diese Wirksamkeit der Bakterien während der Brache ist unbestritten; die Frage, ob es besondere Bracheerreger unter den Bakterien gibt, wird verschieden beantwortet; wahrscheinlich ist das nicht der Fall, sondern es wechseln die Bracheerreger nach der Bodenart, der Form der Brache, der Kulturpflanzen, die vorher auf dem Acker

1) Z. B. Krüger, W., und Heinze, B., Landw. Jb. 1907, Bd. 36. S. 383. Ref. in K. J.

gezüchtet wurden usw. Ein Forscher vertritt die Hypothese, daß während der Brache giftige Wurzelausscheidungen durch Bodenbakterien zerstört werden, und will so die günstige Wirkung der Brache erklären. Dieser Hypothese fehlen aber die nötigen Fundamente.[1]) Kurz sei noch bemerkt, daß man auch versucht hat, nachzuweisen, daß die durch Bodenmikroorganismen entbundene Kohlensäure in erster Linie den Kulturpflanzen zum Zwecke der Kohlensäure-Assimilation zugute komme, und so etwas gewaltsam nach weiteren Vorteilen der Bakterienflora des Ackerbodens gesucht hat. Es soll allerdings nicht geleugnet werden, daß vielleicht bestimmten Pflanzen, z. B. solchen mit grundständigen Blattrosetten, aus der Atmungskohlensäure der Bodenbakterien, die sie vermittelst der Spaltöffnungen an der Blattunterseite aus nächster Nähe und in stärkerer Konzentration als aus gewöhnlicher Luft aufnehmen, bei günstiger Temperatur und Beleuchtung Nutzen erwachsen könnte. Von anderer Seite wird angegeben, daß allzustarke Kohlensäureentbindung, wie sie in tropischen Böden vorkommen soll, durch Verdrängung des Sauerstoffs aus dem Boden schädlich soll wirken können.[2])

Noch in einer anderen Beziehung hat die von den Bakterien entbundene Kohlensäure zweifelsohne eine Wirkung.[3]) Sie schließt schwerlösliche oder unlösliche Stoffe auf, z. B. bestimmte Phosphate, die in kohlensäurereichem Wasser leicht löslich sind, während sie in reinem Wasser als praktisch unlöslich gelten dürfen. Es handelt sich wesentlich um tertiäres Kalkphosphat, um Thomasphosphatmehl und Knochenmehl. Zumal wenn man durch Zufuhr organischer Stoffe (Zucker) die Lebenstätigkeit und Atmung der Bakterien erhöht und damit die Kohlensäureausscheidung, ist im Versuch die lösende Wirkung dieser auf Phosphate leicht zu konstatieren. Durch den Bakterienreichtum des humusreichen Bodens erklärt es sich, daß in solchem das Knochenmehlphosphat besser als in humusarmem Boden ausgenutzt wird. Zu beachten ist ferner, daß nicht nur Kohlensäure, sondern auch Butter- und Essig- und andere organische Säuren von den Bakterien gebildet werden, welche gleichfalls und in noch höherem Maße aufschließend zu wirken vermögen. Auch deren Produktion wird begreiflicherweise zumal bei Zufuhr von Kohlehydraten deutlich in die Erscheinung treten. Zugabe von Kreide, welche die Säuren neutralisiert, verhindert das Löslichwerden der Phosphate. Auch die Qualität der Stickstoffverbindungen[4]), welche zugeführt wer-

1) Vgl. Lemmermann, O., B. C. II 1910, Bd. 26, S. 686.
2) Loew, O. Ref. in B. C. II 1911, Bd. 29, S. 234.
3) Koch, A. und Kröber, E., Fühl. Ldw. Ztg. 1901, Bd. 55, S. 225.
4) Sackett, W., Potter, A., Brown, C., B. C. II 1908, Bd. 20, S. 688.

den, ist von Bedeutung. Dient schwefelsaures Ammonium dazu, so wird das Ammonium von den Bakterien verwertet, Schwefelsäure tritt nach außen, und die so erfolgende Säuerung wirkt ihrerseits ebenfalls aufschließend. Ist aber Kaliumnitrat als Stickstoffquelle zugegen, so wird das Nitrat verwertet, Kalium tritt nach außen als kohlensaures Kalium und die Lösung wird basisch, was dem Löslichwerden der Phosphate entgegenarbeitet. Wir erwähnen noch, daß einige Forscher die Meinung vertreten, auch unabhängig von Säurebildung vermöchten Bakterien schwer lösliche Phosphate löslicher zu machen; wie das erfolgen soll, bleibt allerdings unklar.[1]) Ob nun dies Löslichwerden der Phosphate infolge der Wirkung bakterieller Ausscheidungsprodukte von Wichtigkeit für die Verwertung der genannten Phosphate durch die Kulturgewächse ist, darüber herrscht keine Einigkeit; während einige Forscher[2]) darin eine für die Ernährung der grünen Pflanze sehr wichtige Erscheinung, ein „bedeutsames Glied im Kreislauf der Phosphorsäure" durch die Welt der Lebewesen erblicken, wird von anderer Seite[3]) nur soviel zugegeben, daß in Ausnahmefällen vielleicht diese bakterielle Tätigkeit dem Landwirt nützen möchte. Soviel erscheint wohl auch sicher, daß die schwer löslichen Phosphate, soweit sie in direkte Berührung mit der Wurzel der Kulturpflanze kommen, von dieser auch ohne Hilfe von Bakterien vollkommen und hinreichend schnell ausgenutzt werden können, da das die Wurzeln umgebende Wasser durch die Atmungstätigkeit der Wurzel selbst mit Kohlensäure gesättigt ist. Möglich wäre aber doch, daß in anderen Fällen, wo jener enge Kontakt nicht sofort hergestellt werden kann, das Löslichmachen der Phosphate durch Bakterien für das Wachstum der grünen Pflanze von Bedeutung sein könnte. Etwas Sicheres ist darüber nicht zu sagen, solange wir noch nicht in der Lage sind, den Vorgang nach Maß und Zahl zu verfolgen. Es ist ferner sicher, daß die durch Bakterientätigkeit gelösten Phosphate anderweitige Umsetzungen, Fällungen usw. im Boden bewirken können, die in irgendeiner Weise das Wachstum der Kulturpflanzen beeinflussen können, Grund genug, daß der wissenschaftliche Landwirt nicht achtlos an diesen Erscheinungen vorbeigehen darf. Es braucht im Anschluß an das Gesagte wohl kaum daran erinnert zu werden, daß allzu starke Säurebildung in anderen Fällen ein Versauern des Bodens, d. h. unheilvolle Wirkungen zur Folge haben kann. Häufig empfiehlt sich

1) Sewerin, S. A., B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 561 u. B. C. II, 1912, Bd. 32, S. 498.

2) Stoklasa, J., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 385. Perotti, R., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 409.

3) Mitscherlich, E. A., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 513.

Kalkung, um diesem Übelstande abzuhelfen. Hand in Hand mit dieser Maßnahme pflegt auch Erhöhung der Keimzahl des Bodens zu gehen, zumal auf guten schweren Lehmböden wird durch Kalkung die Bakterientätigkeit erhöht. Wenn man nun beobachtet, daß gleichzeitig auch die Kulturpflanzen besser gedeihen, so bedarf es natürlich stets kritischer Untersuchung, um zu entscheiden, ob die erhöhte Lebenstätigkeit der Bakterien in irgendwelcher Weise auf das Wachstum jener günstig wirkt oder ob die einfachere Annahme zutrifft, daß der Kalk direkt das Wachstum der Kulturpflanzen günstig beeinflußt.[1])

Soviel über die Bakterien des Ackerbodens im allgemeinen. Wenden wir uns nun solchen Formen zu, die mit besonderen Funktionen ausgestattet sind, so sehen wir, daß die Literatur über die Bedeutung derjenigen Bakterien, welche in den Stickstoffkreislauf in besonderem Maße eingreifen, fast beängstigend groß ist, und wenn wir den Sprung in dies Gebiet hinein wagen, so beginnen wir damit die Bedeutung der nitrifizierenden Bakterien zu besprechen, die noch verhältnismäßig am wenigsten umstritten ist.

Daß auf dem Acker Nitrifikation stattfindet, ist kein Wunder, wissen wir doch, daß das Ausgangsmaterial dafür, die Ammoniumverbindungen, nicht fehlen, sei es, daß sie der Zersetzung der organischen Stoffe im Dünger entstammen, sei es, daß der Acker mit schwefelsaurem Ammon gedüngt ist, und im allgemeinen dürfte in gutem Ackerboden die Nitrifikation so prompt arbeiten, daß Ammonsalze, die bei der Fäulnis entstehen, sich nie in größeren Mengen ansammeln, sondern gleich weiter verarbeitet werden.[2]) Auch die sonstigen Bedingungen im guten Ackerboden können der Tätigkeit nitrifizierender Formen, die wir schon früher eingehend kennen gelernt haben, nur zuträglich sein. Es handelt sich dabei vor allem um die gute Durchlüftung, die dem Ackerboden eigen ist, ferner auch um den damit parallel gehenden Wassergehalt desselben. Auf guten Böden verläuft natürlich die Nitrifikation vollständig, d. h. salpetrigsaure Salze sammeln sich nicht an, höchstens gelegentlich einmal bei schlechter Durchlüftung oder wenn zufällig ein starker Ammoniakgehalt auf alkalisch reagierenden Böden die Nitratbildner in ihrer Tätigkeit hemmt. Man[3]) hat für bestimmte Fälle gefunden, daß ein Feuchtigkeitsgehalt von 16% das Optimum darstellt, daß 10% schon entschieden zu wenig, 26% aber zuviel ist. Als Temperaturoptimum[4]) für die Nitrifikation im Ackerboden wird 26 Grad angegeben, während in

1) Fischer, H., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 263.
2) Löhnis, F., B. C. II, 1904, Bd. 13, S. 706.
3) Koch, A., J. f. Ldwsch., 1911, S. 85.
4) Bazarewski, S. v., Diss. Gött. 1906.

Reinkulturen das Optimum höher liegt (S. 465 u. 469). Besonders wichtig ist sodann die Feststellung, die wir hauptsächlich der neueren Literatur verdanken, daß organische Stoffe unter Umständen die Tätigkeit dieser autotrophen Formen begünstigen und beschleunigen können. In Ergänzung der auf Reinkulturen bezüglichen Angaben auf S. 464 u. f. führen wir hier an, daß die Wirkung organischer Stoffe, die in chemisch reiner Form der Rohkultur zugesetzt werden, ganz wie bei Reinkulturen zum großen Teil davon abhängt, ob die Nitrifikation auf festen Substraten oder in Lösung vor sich geht. Zusatz von Albumosen hemmt in Lösung schon bei einer Konzentration von 0,2%, auf durchtränktem Sand erst in einer solchen von 0,4%.[1]) Gleiches gilt von der begünstigenden Wirkung solcher Zusätze[2]): Trauben-, Rohr-, Milchzucker (nicht Albumosen oder Harnstoff) wirken günstig, wenn sie dem Boden zugesetzt werden, andere Forscher geben sogar an, daß auch in Lösungen sehr geringe Spuren von essigsauren Salzen, Rohrzucker, ja sogar Albumosen (0,01%) die Nitrifikation in Rohkulturen beschleunigen. Solche Förderung kann beim weiteren Überimpfen in ihr Gegenteil umschlagen, sei es infolge „Stimmungsänderung" der Nitroso- und Nitrobakterien, sei es, daß gewöhnliche, heterotrophe Bakterien endlich gefördert werden und jene zurückdrängen.[3]) Wichtiger für die Beurteilung der Nitrifikation im Acker ist die schon früher gemachte Erfahrung, daß Rohkulturen in Bodenextrakt besser arbeiten als in wäßrigen Lösungen[4]), daß huminsaures Ammon, dargestellt aus Gartenerde, schneller nitrifiziert wird als schwefelsaures Ammon, zumal wenn man die Nitrifikationserreger auf „Schlacken" züchtet.[5]) Auch Torfzusatz[5]), sodann aus Torf hergestelltes huminsaures Kalium und Natrium[6]) beeinflussen die Nitrifikation günstig, und es liegt noch eine Reihe weiterer Angaben vor, denenzufolge die Nitrifikation ceteris paribus mit dem Humusgehalt steigt. Jedenfalls kann man sagen, daß die begünstigende Wirkung geringer Mengen organischer Stoffe, wie sie im Ackerboden vorliegen, auf die Nitrifikation sichergestellt ist.

1) Wimmer, G., Z. f. Hyg. 1904, Bd. 80, S. 135, zit. nach K. J.

2) Bazarewski, S. v., Diss. Göttingen 1906. Coleman, L. C., B. C. II 1908, Bd. 20, S. 401.

3) Stevens, F. L., u. Withers, W. A., B. C. II. 1910, Bd. 27, S. 169; vgl. auch S. 232.

4) Löhnis, F., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 463. Gutzeit, E., B. C. II, 1906, Bd. 16, S 358.

5) Müntz u. Lainé, zit. nach Karpinski, A., und Niklewski, B., B. C. II, 1910, Bd. 16, S. 395.

6) Karpinski, A. u. Niklewski, B., Ac. d. sc. Crac. Cl. math.-nat. 1907, S. 596.

So ist es denn kein Wunder, daß seit dem Jahre 1878, als zuerst festgestellt wurde, daß die Nitrifikation ein biologischer Vorgang ist, der in erhitztem Boden oder bei Zusatz von Chloroform unterbleibt, besonders im Ackerboden häufig nach Nitrifikationsbakterien gesucht wurde, und es ist eine heute wohl allseitig anerkannte Tatsache, daß im gelüfteten, humusreichen Boden, zumal zur Zeit der Brache, kräftig nitrifiziert wird, falls die sonstigen Bedingungen den Erregern dieses Vorgangs zusagen. So wirkt denn die Brache in bakteriologischer Hinsicht nicht nur derart, daß heterotrophe Bodenbakterien kräftig mineralisierend tätig sind, sondern auch derart, daß Nitrate, d. h. die bevorzugte Stickstoffquelle höherer Pflanzen, unter dem Einfluß der Nitrifikationsbakterien gebildet werden. — Mit Rücksicht auf die vertikale Verbreitung dieser Bakterien im Ackerboden ist noch zu bemerken, daß man die nitrifizierenden Formen in großer Menge bis 10 cm unter der Oberfläche angetroffen hat, nur noch selten bei 50 und mehr cm Tiefe; weiter pflegen sie nicht hinabzusteigen.[1])

Solche Nitrifikation ist nun im allgemeinen als ein unsern Kulturpflanzen nützlicher Vorgang anzusprechen. Dabei darf nicht vergessen werden, daß eine allzu rücksichtslose Förderung derselben auch ihre Gefahren in sich bergen kann. Denn wenn Nitrate in großer Menge gebildet werden, so ist die Gefahr vorhanden, daß sie, ehe die Wurzeln höherer Pflanzen sie an sich reißen können, ausgewaschen werden, da sie ja, anders als Ammoniumsalze, vom Humus nicht festgehalten werden, daß sie somit ins Grundwasser, in die Flüsse, endlich ins Meer gelangen und so für die Landpflanzen zunächst verloren sind. So finden wir in der landwirtschaftlichen Literatur die Angabe, daß auf leichtem Sandboden, bei Gründüngung, der Eiweisstickstoff der untergepflügten Pflanzen leicht in Ammoniak überführt, hierauf nitrifiziert und so ausgewaschen werden kann, wenn ein zu langer Zeitraum zwischen Gründüngung und Neubestellung des Bodens liegt, wenn also erstere zu früh vorgenommen wird.[2])

Daß Salpeter durch Regengüsse ausgewaschen werden kann, zeigt u. a. die Beobachtung, daß sich vielfach in trockenen Perioden (z. B. im Sommer 1911) eine ungewöhnliche Anreicherung an Nitrat zeigt, zumal wenn der Boden locker und dadurch von großer wasserhaltender Kraft ist. „Vielleicht liegt ein Teil der günstigen Wirkung der Brache auf diesem Gebiet.“[3])

1) Bazarewski, S. v., Diss. Göttingen 1906. Genauere Angaben bei Koch, J. f. Ldwsch. 1911, S. 85.

2) Vgl. u. a. Seelhorst, C. v., Ref. B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 173 u. 300 u. 1911, Bd. 29, S. 237. 3) Koch, A., J. f. Ldwsch., 1911, S. 85.

Noch nach einer andern Seite hin liegt in allzureichlicher Nitrifikation eine Gefahr für den Landmann: Daß nämlich die Nitrite und Nitrate denitrifiziert werden, dieselbe Gefahr, die, wie oben gesagt, auch bei falscher Aufbewahrung des Düngers droht. — Denn auch denitrifizierende Arten, seien es autochthone Arten, seien sie mit dem Dünger eingeschleppt, sind jederzeit im Ackerboden reichlich in den oberen Bodenschichten, aber auch noch mehr als ein Meter tief anzutreffen.

Was nun die Größe der Denitrifikationsgefahr für den Ertrag des Ackers angeht, so vertrat man vor noch nicht zu langer Zeit meistens den Standpunkt, daß organische Stoffe, welche ja unerläßlich sind für die Tätigkeit von Denitrifikationsbakterien, die Nitrifikation unter allen Umständen hemmten, d. h. daß bei Gegenwart solcher Stoffe den denitrifizierenden Formen weder Nitrite noch Nitrate zur Verfügung gestellt würden. Damit wies man den Glauben an eine dem Landwirt aus der Denitrifikation entspringende Gefahr zurück. Diese Anschauung trifft zu für den Fall, daß sehr große Mengen organischer Stoffe die Nitrifikation hemmen, Stoffmengen, wie sie in natura nur ganz ausnahmsweise sich ansammeln. Zur richtigen Bewertung der Sachlage ist aber hochbedeutsam die vorhin behandelte Erscheinung, daß im Gegensatz zu früheren Meinungen geringe Mengen organischer Stoffe die Nitrifikation keineswegs unmöglich machen, sie sogar fördern können. Bei einer gewissen, den natürlichen Verhältnissen im Ackerboden im allgemeinen entsprechenden Konzentration derselben ist sowohl Nitrifikation als auch Denitrifikation an sich möglich, und welcher von beiden Vorgängen stattfindet, bzw. überwiegt, hängt wesentlich von den anderweitigen Bedingungen, zumal der Durchlüftung ab; das weiß man schon seit 1873, und man hat gelegentlich mit Entschiedenheit darauf hingewiesen.[1]) Auch fand man[2]) vor längerer Zeit, daß in Rohkulturen denitrifizierender Bakterien die Denitrifikation je nach der Versuchsanstellung ganz verschieden stark verlaufen kann, in Flüssigkeiten viel lebhafter als im Boden, daß im letzteren sogar statt ihrer Salpeterassimilation durch die Bakterien erfolgen kann. Man kann daraus schließen, daß dann, wenn gut durchlüfteter Boden, in welchem stark nitrifiziert wird, plötzlich wasserreicher wird oder, was ungefähr dasselbe heißen will, luftärmer, denitrifizierende Arten die anderen unterdrücken und so die Fruchtbarkeit des Bodens herabsetzen können. Im

1) Iterson, G. van., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 106. Stoklasa, J., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 27. Landw. Jahrb. 1909, zit. nach Koch, A., u. Pettit, H., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 335.

2) Lemmermann, O., Fischer, H., Kappen, H., Blanck, E., Ref. in B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 257.

höchsten Grade lehrreich, nicht nur für die Wissenschaft, sondern auch für die praktische Landwirtschaft, sind einige Versuche, in welchen die Ergebnisse der eben genannten Rohkulturen durch Reinkulturen bestätigt, und ein und dieselbe Bakterienart[1]), die zu denitrifizieren vermag, im Boden bei wechselndem Wassergehalt gezüchtet wurde; Versuchsobjekt war das als Denitrifikator uns schon bekannte *Bacterium pyocyaneum*, welches in gezuckertem und mit Nitrat versetztem Boden in Reinkultur gezüchtet und beobachtet wurde. Betrug der Wassergehalt 18%, so zeigte sich keine wesentliche Denitrifikation; der Salpeter wurde vielmehr in organische Stickstoffverbindungen verwandelt, die am Aufbau der Bakterien teilnehmen, d. h. er wurde von den Bakterien assimiliert, aber nicht denitrifiziert, während andererseits bei einer Steigerung des Wassergehaltes auf 30 % dieselbe Art lebhaft zu denitrifizieren begann und gasförmigen Stickstoff in die Luft schickte. Wiederum ein glänzendes Beispiel dafür, „wie fein die Bakterien auf die so häufig vernachlässigten physikalischen Bodeneigenschaften abgestimmt sind", und wie schwer es ist, ohne die genaueste Kenntnis aller Eigenschaften des Bodens, welche außerdem im stetigen Wechsel begriffen sind, die Tätigkeit der Bakterien in demselben abzuschätzen! In praktischer Beziehung deutet der Erfolg des genannten Versuches darauf hin, daß im allgemeinen die Gefahr der Denitrifikation meistens, d. h. bei normaler Durchlüftung des Bodens wohl keine allzu große sein dürfte[2]), während sie allerdings bei abnorm starkem Wassergehalt oder allzufester Lagerung der Bodenteilchen oder sonstwie bedingter Luftarmut des Bodens sich geltend machen könnte. Größer ist nach dem vorliegenden Versuch die Gefahr, daß Salpeter von den Bakterien assimiliert und der Stickstoff so in organische Form überführt wird, so daß er den Kulturpflanzen erst wieder nach dem Tod der Bakterien zugänglich werden würde. Zu bedenken ist allerdings, daß im obigen Versuch der Boden gezuckert war und unter natürlichen Verhältnissen eine so lebhafte Vermehrung der salpeterassimilierenden Bakterien, wie im Versuch, nicht stattgefunden haben würde.

Jedenfalls haben wir soviel gelernt, daß die Denitrifikationsgefahr mit dem Zustand des Ackerbodens wechselt, und es ist sehr bemerkenswert, daß ein Forscher[3]), welcher früher energisch vor Überschätzung der Denitrifikationsgefahr gewarnt hat, jetzt die Meinung vertritt, daß mindestens in Gefäßversuchen, bei Strohdüngung, Schädigungen durch

1) Koch, A., u. Pettit, H., B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 335.
2) Vgl. auch Lemmermannn, O., und Mitarbeiter, a. a. O.
3) Th. Pfeiffer.

Denitrifikation eintreten könnten, und daß man nicht wissen könne, wie sich die Sache im natürlichen Ackerboden verhalte. Von anderer Seite war früher schon die Beobachtung, daß große Feuchtigkeit den Ernteertrag bei Strohdüngung herabsetzt, auf Rechnung der unter solchen Bedingungen kräftigen Denitrifikation gesetzt worden, was nach den eben zitierten Versuchen mit *Bacterium pyocyaneum* leicht möglich erscheint.[1]) Was das Temperaturoptimum für die Denitrifikation im Ackerboden angeht, so wird 28,5° angegeben, dabei aber der leicht begreifliche Hinweis nicht unterlassen, daß in dieser Beziehung allgemein gültige Zahlen nicht angeführt werden können.[2])

Wir kommen nun zur Besprechung der Frage, inwieweit die physiologischen Antipoden der Denitrifikationsbakterien, nämlich die stickstoffbindenden Bakterien, für den Landmann von Nutzen sein mögen. Hierbei müssen wir, wie früher (Kap. XVII), scharf scheiden zwischen den freilebenden, stickstoffbindenden Bakterien und den Knöllchenbakterien; schon aus dem Grunde, weil die ersteren in praktischer Hinsicht sehr verschieden bewertet werden, während an der Bedeutsamkeit der letzteren für den Menschen und seine Kulturpflanzen, auch abgesehen von den Leguminosen, niemand zu zweifeln sich erkühnen kann. Wie dem auch sei, daß die Frage nach dem Nutzen stickstoffbindender Bakterien für den menschlichen Haushalt von großer Bedeutung ist, erhellt aus der Tatsache, daß die Kulturpflanzen jährlich mindestens 100 kg Stickstoff pro ha in Form von Stickstoffverbindungen dem Acker entnehmen, und daß im Jahre 1905 in Deutschland verbraucht wurden 570000 t Salpeter, 210000 t schwefelsaures Ammonium und 57000 t Guano als Stickstoffdünger.[3])

Beginnen wir nun mit der schwierigen Frage: Fixieren im Ackerboden freilebende Bakterien, das *Azotobacter*, das *Clostridium Pasteurianum* und andere so viel Stickstoff, daß derselbe im erheblichen Maße unseren Kulturgewächsen zugute kommt, derart, daß unter Umständen die Stickstoffdüngung durch ihre Tätigkeit überflüssig gemacht oder

1) Literatur bei Koch, A., u. Pettit, H., a. a. O.

2) Nachtr. Anm. (Ergänzung zu den Ausführungen über Denitrifikation im Kap. XIV, S. 401). Fred, E. B., B. C. II, 1912, Bd. 32, S. 421: Denitrifizierende Bakterien (*B. Hartlebi*) haben zu ihrer Vermehrung Sauerstoff nötig; Denitrifikation findet auch ohne Sauerstoffzustritt statt. — Caron, H. v., B. C. II, 1912, Bd. 33, S. 62: gute Literaturübersicht; das Wachstum der denitrifizierenden Bakterien findet am kräftigsten bei starker Durchlüftung der Kulturen statt, die Denitrifikation selbst aber wird durch Sauerstoffentzug gesteigert. Im übrigen Bestätigung von Koch und Pettit. — Vgl. noch Wegner, O., Diss. Berlin 1910. (Als Kampfstoffe haben Nitrite für die Denitrifikationsbakterien keine Bedeutung.)

3) Nach J. Simon. (1 t = 1016 kg.)

doch eingeschränkt werden kann? Wir schicken voraus, daß es den Anschein hat, als ob, wenigstens in unseren Gegenden, vorwiegend oder sogar ausschließlich *Azotobacter* dafür in Frage käme, wenngleich diese Meinung nicht als gesichert gelten darf. Da ist nun offenbar zuerst der Frage näher zu treten, ob im guten Ackerboden auch für stickstoffbindende Formen günstige Bedingungen herrschen, eine Frage, die wir im allgemeinen jedenfalls bejahen dürfen; wissen wir doch seit 1892, daß natürliche Humusstoffe im Boden dessen stickstoffbindende Kraft günstig beeinflussen.[1]) Garer, gut durchlüfteter Boden ist zumal für *Azotobacter* ohne Zweifel ein guter Standort. In solchem ist er nachgewiesen bis zu 50, ja 80 cm Tiefe.[2]) In wie hohem Maße der Boden sich eignet, hängt wiederum natürlich zunächst von Feuchtigkeits- und Temperaturbedingungen ab. Werden diese aber richtig geregelt, so zeigt sich, daß durch *Azotobacter* und eventuell andere stickstoffbindende Arten in erheblichem Maße Stickstoff festgelegt wird. Wenn man[3]) z. B. in geeigneter Weise für gute Durchlüftung sorgt, etwa derart, daß man locker geschichteten, nicht zu kleinkörnigen Ackerboden von unten her stets mäßig feucht hält, so kann man unschwer nachweisen, daß beträchtliche Stickstoffgewinne stattfinden, und daß *Azotobacter* in solchem Boden ökonomischer arbeitet als in Lösungen. Sehr empfehlenswert ist in vielen Fällen, allerdings nicht[4]) unter allen Umständen, Kalkung des Bodens, sodann, das scheint allgemein zuzutreffen, Zufuhr von Phosphaten, etwa in Form irgendeines geeigneten, phosphorhaltigen Düngemittels. Auch Eisenzufuhr, z. B. zu lehmigen Böden, begünstigt *Azotobacter*.[5]) Ganz wesentlich für den Erfolg ist aber, daß geeignete Kohlenstoffquellen, d. h. stickstofffreie, organische Stoffe, in ausreichender Menge im Boden sich finden, und es erhebt sich die Frage, — das ist die Grundfrage, um die sich hier alle Diskussionen drehen —, ob tatsächlich unter den normalen Verhältnissen im Ackerboden genügend derartige Stoffe, sei es aus Ernterückständen, sei es aus Stallmist oder Gründüngung stammend, im Boden sich vorfinden. Und diese Frage wird von dem einen Forscher bejaht, von dem andern verneint. Während die einen Forscher glauben, daß die praktische Landwirtschaft infolge von Mangel an stickstoffreien organischen Nährstoffen für die stickstoffixierenden Bakterien auf die Mitarbeit dieser Formen ganz verzichten solle, treten andere dafür ein,

1) Berthelot, Comptes rendus, 1892, Bd. 115, S. 369.
2) Koch, A., Vortrag i. d. ök. Ges. i. Kgr. Sachsen. 4. 12. 03.
3) Schneider, P., Landw. Jahrb., 1906, Ergbd. IV, S. 63.
4) Koch, A., Mitt. d. d. Ldwschgesellsch. 1907, Stück 12. Remy, Th., B. C. II, 1907, Bd. 18, S. 315. Christensen, H. R., B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 347.
5) Koch, A., J. f. Ldwsch., 1907, S. 355.

die Lebensbedingungen für dieselben im Boden nach Kräften günstig zu gestalten, um sie so vollkommen als möglich in den Dienst der Menschheit zu zwingen. In diesem Zusammenhang ist ganz besonders die eine Frage lebhaft diskutiert worden, ob während der Brache, welche offenbar für *Azotobacter* sehr günstige Bedingungen bietet, eine wesentliche Ersparnis an stickstoffhaltigem Dünger möglich sei. Daß nach der Brache der Bedarf an solchem wesentlich eingeschränkt ist, wird allseits zugegeben, aber auf grundverschiedene Weise erklärt. Neben den Forschern, die diese Erscheinung auf die Tätigkeit von stickstoffbindenden Arten während der Brache zurückführen, gibt es andere Bodenbakteriologen, die folgender Erklärung den Vorzug geben: Im humusreichen Boden ist stets eine größere oder geringere Menge von organischen Stickstoffverbindungen enthalten, die zunächst für die grünen Pflanzen unzugänglich, also ohne Belang sind und erst mineralisiert werden müssen, ehe sie ihnen als Nahrung dienen. Während nun die Mineralisierung im allgemeinen langsam verläuft und somit Schonung des vorhandenen Stickstoffkapitals stattfindet, wird, wie wir oben sahen, während der Brache sehr lebhaft mineralisiert und auf diese Weise organische Stickstoffverbindungen im großen Umfange in mineralische Form, schließlich in salpetersaure Salze überführt, so daß nunmehr nach der Brache die Kulturpflanze von diesem mobilisierten Kapital zehrt und dasselbe verringert. Düngt man nun, durch diesen Erfolg verleitet, nicht mehr mit Stickstoffdünger, so wird sich das Kapital von Stickstoffverbindungen allmählich vermindern und endlich verschwinden. Hiernach wäre die Ersparnis an Stickstoffdünger nach der Brache ein Raubbau, der sich mit der Zeit als verderblich erweisen müßte. Die Brache wirkte zwar Stickstoffdüngung sparend, aber Stickstoffverbindungen vergeudend.[1])

Allmählich scheint sich nun der Streit zu klären: Man vertritt mehr und mehr die Ansicht, die von manchen Forschern schon lange ausgesprochen worden ist, daß die Stickstoffbindung durch Bakterien auch unter natürlichen Verhältnissen eine zwar „langsam fließende, aber eben doch fließende Quelle" ist, die unseren Kulturgewächsen eine gewisse Menge gebundenen Stickstoff zuführt.

Für eine der Landwirtschaft günstige Wirksamkeit frei lebender stickstoffbindender Bakterien des Ackerbodens spricht besonders ein häufig zitierter Versuch: Ein Hallenser Versuchsfeld[2]), welches stets mit Winterroggen bestellt wurde, ergab über 20 Jahre lang gute Er-

1) Mitscherlich, E. A., Mitt. d. d. Ldwschges., 1909, S. 715. Ref. B. C. II.
2) Kühn, J., Fühl. Ldw. Ztg. 1901. Ref. in K. J., Bd. 12, S. 366.

träge, obwohl es nie mit stickstoffhaltigem Dünger versehen wurde. Da auf einer Kontrollparzelle Stickstoffdüngung während der ganzen Zeit den Betrag erhöhte, und zwar während der ganzen Zeit im selben Grade, kann ein wesentlicher Vorrat an stickstoffhaltigem Kapital, von welchem der Roggen gezehrt haben könnte, von Anfang an nicht vorhanden gewesen sein. Der Stickstoff, der jährlich mit der Ernte in gebundener Form abgeführt wurde, mußte vielmehr aus der Atmosphäre stammen. Hierbei könnte es sich um Ammoniak und um andere Verbindungen gehandelt haben, die mit den Niederschlägen dem Boden zugeführt wurden. Aber diese Menge genügt, wie Versuche und Berechnungen zeigen, nicht vollkommen, um den Verlust an gebundenem Stickstoff, der mit der Ernte entzogen wurde auszugleichen. So ist das Nächstliegende, anzunehmen, daß stickstoffbindende Bakterien diesen Ausfall decken, und das wurde auch von dem Leiter dieser Versuche angenommen, und in dem Feld konnten stickstoffbindende Bakterien nachgewiesen werden, die in 100 ccm Nährlösung $4^1/_2$ mg Stickstoff banden, also Mengen, die mit den früher angeführten wohl übereinstimmen (vgl. S. 504, 510).[1]) Ein anderer, lange Zeit andauernder, prinzipiell gleicher Versuch, der in Rothamsted durchgeführt wurde, führte zum selben Resultat. Wenn allmählich ohne Stickstoffdüngung die Ernten hier abnahmen, so hängt das, wie m. E. überzeugend[2]) ausgeführt wurde, offenbar damit zusammen, daß endlich, wenn dauernd die Stallmistzufuhr unterbleibt, offenbar auch die organischen Kohlenstoffverbindungen zu mangeln beginnen, welche für die stickstoffbindenden Bakterien unerläßlich sind.

Mag also die Bedeutung von *Azotobacter* mancherseits wohl übertrieben worden sein, so ist es doch sicher nur ein Fallen in den entgegengesetzten Fehler, wenn man sie vollkommen leugnet. Beachtenswert ist es, daß neuerdings auch diejenigen Forscher, welche früher äußerst scharf für die gänzliche Bedeutungslosigkeit der frei lebenden Stickstoffbinder eintraten, jetzt zugeben, daß ein Teil der günstigen Stickstoffbilanz nach der Brache auf die Tätigkeit von *Azotobacter* zurückzuführen sein dürfte, wenngleich andere Maßnahmen, auf die wir hier nicht eingehen, ebenso günstig wie Brache wirken können. So wird denn angenommen[3]), daß unsere Bakterien je nach der Bodenqualität und je nach dem Wirtschaftssystem zwar verschieden gut arbeiten, daß aber im Durchschnitt durch sie etwa 40, höchstens 50 kg Stickstoff pro ha und Jahr gebunden und den grünen Pflanzen zur Verfügung ge-

1) Krüger, W., und Schneidewind, W., Ldwsch. Jb. 1900, Bd. 29, S. 771.
2) Löhnis, F., Ref. in B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 259.
3) Remy, Th., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 561.

stellt werden, wenn keine besondere Zufuhr organischer Stoffe außer denen des Düngers und der Ernterückstände stattfindet. Dabei würden von den stickstoffbindenden Bakterien verbraucht etwa 40—50000 kg stickstoffreien, organischen Materials, welche somit von Ernterückständen, Stallmist und Gründüngung herzuleiten wären. Aus den Ergebnissen jenes oben genannten Hallenser Versuches war kalkuliert worden, daß etwa 16 kg Stickstoff pro Morgen durch die Bakterien gebunden sein müßten, d. h. etwa doppelt soviel, als soeben gesagt. Die ältesten Zahlen über Stickstoffgewinne im Boden, die wir zum Vergleich hinzufügen, hatten ergeben, daß pro ha Sandboden ca. 20 kg, Lehm ca. 30 kg und Humusboden ca. 150 kg Stickstoff gebunden wurden. Alles in allem ist zweifellos der Versuch gerechtfertigt, durch möglichste Verbesserung der edaphischen Lebensbedingungen das *Azotobacter* und andere Stickstoffixierer zu möglichst energischer Tätigkeit anzuregen, mag man dem Erfolg noch so skeptisch entgegensehen.

Besonders wertvoll muß es sein, nachzuweisen, daß künstliche Maßnahmen, welche das *Azotobacter* in seiner Tätigkeit fördern, dadurch indirekt auch die Kulturpflanzen in den Stand setzen, ohne oder bei mäßiger Zufuhr von Stickstoffverbindungen kräftig zu gedeihen. Dieser Nachweis ist nun auch neuerdings gelungen, und damit ist diese Frage in prinzipieller Beziehung gelöst, — ein großer Erfolg, wenngleich auch die betreffenden Versuche bis jetzt noch schlechterdings nicht für Übertragung in die Praxis reif sind. Es wurde von mehreren Seiten[1]) sichergestellt, daß man durch Zusatz von Kohlenstoffverbindungen, Dextrose, Rohrzucker, Stärke und zumal Mannit zu Boden erreichen kann, daß die in ihm vorhandenen stickstoffbindenden Bakterien sehr kräftig arbeiten und Stickstoff in meßbarer Menge festlegen. Sehr gut brauchbar für solche Zwecke war ein Mergelboden, der Nährsalze und Zucker enthielt. Günstig erwies sich eine einmalige Zugabe von 2 % Zucker. Es konnte auf 1 g Zucker bis zu 10 mg Stickstoff gebunden werden. Fortführung[2]) dieser Versuche ergab nun, daß solcher in Form von Bakterienkörperstoffen festgelegter Stickstoff sehr bald nitrifiziert wird. Und so lag nun der Versuch nahe, in solchem gezuckerten Boden Kulturpflanzen zu erziehen, um zu sehen, ob sie von dem Nitrat, welches auf besagte Weise in den Boden gelangt, Nutzen zu ziehen vermögen. Zunächst mißlangen zwar solche Experimente, offenbar weil die Wur-

1) Koch, A., Biedermanns Zentralbl., Bd. 36, S. 676. Schneider, P., B. C. II, 1907, Bd. 18, S. 318. Koch, A., J. f. Ldwsch., 1909, S. 269 (vgl. dort weitere Literatur).

2) Koch, A., Mitt. d. d. Ldwschges., 1906, Stück 10. Ders. u. Mitarbeiter, J. f. Ldwsch., 1907. Bd. 55, S. 355. Ders., J. f. Ldwsch. 1909, Bd. 57, S. 269.

Abb. 105.

Links: Hafer auf gewöhnlichem Boden. Rechts: Hafer auf Boden, der einen Zuckerzusatz erhalten hatte.

Nach Alfred Koch.

zeln der Kulturpflanzen durch giftige, aus dem Zucker infolge von Bakterientätigkeit entstehende Produkte geschädigt wurden. Doch gelangt man zum vollen Erfolg, wenn man den gezuckerten Boden erst im zweiten Jahre mit Kulturgewächsen bepflanzt, d. h., wenn man ihn nach der Zuckerung einige Zeit ruhen läßt, bis jene giftigen Produkte verschwunden sind. So wurde Boden von Ende Dezember an vier Wochen im Brutzimmer mit Zucker behandelt, sodann bis zur Einsaat von Hafer im Freien liegen gelassen. Dann erfolgte keine Schädigung des Hafers mehr, und der Hafer in dem gezuckerten Boden wuchs kräftiger als der in dem nicht mit Zucker behandelten. Das Erntegewicht war mehr als doppelt so hoch, und der Stickstoffgehalt war sogar fast dreimal so groß als bei den Pflanzen auf nicht gezuckertem Boden. Einige Zahlen: Setzen wir die Trockensubstanz der Pflanzen auf nicht gezuckertem Boden gleich 100, so betrug dieselbe auf gezuckertem 218. Wird die Ernte an Stickstoff in ersterem Falle wieder gleich 100 gesetzt, so beträgt sie in letzterem Falle 291. Es sei auf Abb. 105 verwiesen.

Die Weiterführung dieser Versuche ergab sodann, daß Stickstoffverbindungen, die auf solche Weise durch Bakterientätigkeit im Boden festgelegt werden, mehrere Jahre nachwirken können. Im Jahre 1905 gezuckerter Boden zeigte noch 1909 Ernteverme hrung als Nachwirkung dieser Behandlung. Es findet also eine nur langsame Ausnutzung des durch Bakterien gebundenen Stickstoffs seitens der grünen Pflanzen statt. Gleiches gilt ja auch für die Stickstoffverbindungen des Stallmistes oder Gründüngers.

Während diese Versuche mit humusreichem Ackerboden angestellt wurden, gelangen später gleiche Versuche auch unter Anwendung von Sand, welcher anfänglich frei von gebundenem Stickstoff war. Es ist dadurch jede Möglichkeit ausgeschlossen, daß die Ernteerhöhung nicht auf Stickstoffbindung, sondern etwa auf dem Aufschluß (Mineralisierung) organischer Stickstoffverbindungen beruht habe, die von vornherein im Versuchsboden enthalten waren. Wurde Sand gezuckert, so fand auf 2 g zugegebenen Rohrzucker eine Bindung von 6 mg Stickstoff statt. Zwei Jahre später konnten dann Buchweizenkeimlinge auf diesem Boden erzogen werden zu Pflanzen, die kräftiger waren als die auf Sand ohne Zuckerbehandlung erwachsenen. Zwei Jahre mußte aber gewartet werden, weil die giftige Nachwirkung hier erst nach diesem Zeitraum erlosch.

Handelte es sich in den eben beschriebenen Fällen um Topfversuche, so wurden auch einige gleiche Versuche mit demselben Enderfolg im freien Land ausgeführt Im zweiten und dritten Jahr nach erfolgter Zuckerung war der begünstigende Einfluß auf Weizen, Roggen und Hafer bemerklich. Da der fragliche Erfolg nur auf solchen Böden, wel-

che *Azotobacter* enthielten, eintrat, war auch dadurch, wenn das noch nötig gewesen wäre, der Beweis geführt dafür, daß Stickstoffbindung durch Bakterien, insonderheit durch *Azotobacter* hier im Spiel ist. Auch von anderer Seite sind dergleichen Versuche ausgeführt worden, mit demselben Resultat: Es wurde gezeigt[1]), daß 300 kg Rheintalsand, der mit Thomasmehl versetzt, gekalkt, gezuckert und vom Mai bis zum Juni unter häufigem Bebrausen und Umschaufeln liegen gelassen wurde, nachher eine weit größere Ernte an Senf, Kohlrüben, Zuckerrüben, Reis ergaben als gleicher Sand, der ohne Zuckerzusatz verblieben war.

So wird es denn Aufgabe weiterer Versuche sein, Bedingungen im Boden zu schaffen, die das *Azotobacter* oder andere Arten von gleicher physiologischer Befähigung zu möglichst ökonomischer Arbeit anregen, Kalkung, Phosphatdüngung und vor allem Zufuhr von so billigen Kohlenstoffverbindungen, daß sich die Umsetzung der wissenschaftlichen Erfahrungen in die Praxis wirklich lohnt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß es am empfehlenswertesten wäre, diese Kohlenstoffverbindungen durch Bodenalgen herstellen zu lassen. Und es ist hier zu erinnern an jene Erfahrungen[2]) (S. 506), denen zufolge solche Algen tatsächlich die erforderlichen Stoffe bilden können. Auch bei den dort genannten Versuchen war Phosphatdüngung notwendig, und in den Versuchsgläsern, die mit weißem Quarzsand gefüllt waren, zeigte sich, wie zu erwarten war, die Stickstoffzunahme nur in den äußersten Schichten, soweit als das Licht in den Quarzsand eindringen konnte. Es liegen ferner auch schon Angaben darüber vor, daß Senf und andere Pflanzen auf Boden, welcher Algen und stickstoffbindende Bakterien führt, ohne Stickstoffdüngung wachsen, ohne daß sich das ungünstig bemerkbar gemacht hätte.[3]) Es ist endlich noch darauf hinzuweisen, daß auch nach ganz neuen Erfahrungen wenig bearbeiteter, daher „begrünter", d. h. mit Algen und Moosvorkeimen bewachsener Boden deutlichere Stickstoffbindung zu erkennen gibt als bearbeiteter und darum nicht begrünter.[4])

Nun liegt, wie wir oben schon einmal erwähnten,[5]) eine anderweitige sehr billige Kohlenstoffquelle vor, welche sowieso mit dem Mist und dem Gründünger dem Acker zugeführt wird, nämlich die Zellulose, und der Versuch drängt sich auf, diese den stickstoffbindenden Spaltpilzen zugäng-

1) Remy, Th., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 561.

2) Lit. bei Koch, A., in Lafars Hdb., Bd. 3, S. 1.

3) Wilfahrt, H., u. Wimmer, G., Ldw. Versuchsstat., 1907, Bd. 67, S. 27.

4) Engberding, D., B. C. II, 1909, Bd. 23.

5) Über geglückte Versuche, in Mischkulturen unter künstlichen Bedingungen Zellulose stickstoffbindenden Bakterien zugänglich zu machen, vgl. S. 519.

lich zu machen, und zwar dadurch, daß man sie gemeinsam mit zellulose-lösenden Bakterien züchtet, da sie selbst die Befähigung, dieses Kohlehydrat zu verarbeiten, nicht besitzen. Beschickt man nun[1]) den Ackerboden mit Zellulose, etwa durch Unterpflügung von Papier, in der Hoffnung, das besagte Ziel zu erreichen, so kann dieser Versuch fehlschlagen. Man hat nämlich gefunden, daß man in bestimmten Fällen auf diese Weise denitrifizierende Bakterien fördern kann, der Ackerboden bleibt dann, solange Zellulose sich noch darin vorfindet, dauernd frei von Salpeter, und sein Ertrag kann dadurch stark herabgesetzt werden. Sorgt man jedoch dafür, daß außer der Zellulose auch die richtigen Zellulosebakterien eingeimpft werden, so gelingt der Versuch: Es hat sich ergeben, daß im Mist aerobe, zellulosezersetzende Bakterien vorkommen, — die genauere Untersuchung derselben steht noch aus —, welche mit stickstoffbindenden Bakterien vortrefflich zusammenarbeiten können. Somit bewirkt Zellulosezufuhr Vermehrung der Stickstoffverbindungen im Boden, wenn man gleichzeitig Mist oder Rohkulturen der betreffenden Mistbakterien zuführt. Diese Versuche sind im Laboratorium, aber unter sonst möglichst natürlichen Bedingungen durchgeführt worden, und es ist kaum zweifelhaft, daß sie auch auf dem Acker gelingen würden. Wenn in der Praxis Gründüngung sich besonders bei gleichzeitiger Zufuhr von Mist bewährt, so deutet dies die Möglichkeit an, daß auch in diesen Fällen der Mist spezifische, zelluloselösende Bakterien mitbringt, denen dieser Erfolg zu danken ist. Ebenso dürfte die günstige Nachwirkung anderer zellulosehaltiger Pflanzenteile, z. B. untergepflügter Rübenblätter, darauf zurückzuführen sein, daß ihnen zelluloselösende Arten anhaften, die diesen Stoff den Stickstoffixierern zur Verfügung stellen. Wir dürfen uns wohl jedenfalls nach den Ergebnissen der Arbeit, über die wir eben berichtet haben, der Ansicht anschließen, „daß durch die geschilderten Resultate die Wertschätzung der stickstoffbindenden Bakterien im Haushalt der Natur gewinnen dürfte". Falls in einem Boden *Azotobacter* fehlt, würde es natürlich keine Schwierigkeit haben, den fraglichen Boden auch mit *Azotobacter*-Reinkulturen zu beimpfen. Tatsächlich haben einige derartige Versuche bis jetzt keinen Erfolg gehabt, und man hat das damit erklärt, daß dieser Spaltpilz immer nur da wächst, wo ihm die Bodenbedingungen zusagen, und daß er, wenn das der Fall ist, sich im allgemeinen von selbst einstellen wird. Für außerordentlich viele Fälle trifft das zu.[2]) Es könnte sich aber doch vielleicht lohnen, solche Impfversuche in größerem Maßstab

1) Koch, A., B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 1.
2) Remy, Th., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 561.

zu wiederholen. Nachdem *Azotobacter* entdeckt worden war, glaubte man zunächst, daß es so gut wie keinem durchlüfteten Bakterienstandort fehle. Systematische Versuche zeigten aber, daß es z. B. in 34 unter 105 Bodenproben aus der Schweiz nicht vorkam.[1]) In Laub- und Nadelstreu war es fast immer nachzuweisen[2]); andererseits fehlte es z. B. wieder in vielen Bodenproben aus der Göttinger Gegend.[3]) Die Ursache dieser ungleichmäßigen Verteilung kennen wir noch nicht, erwiesen ist nur soviel, daß nicht ausschließlich die Schwere des Bodens, ferner die Durchlüftung des Bodens in Betracht kommt. Sicher ist jedenfalls soviel, daß man leicht auf Orte stößt, wo *Azotobacter* fehlt, und es wäre denkbar, daß auf solchen Böden Impfungen doch vielleicht Erfolg haben könnten.[4]) Auch wird angegeben[5]), daß Frost unseren Spaltpilz auf längere Zeit unterdrücken kann, und daß die stickstoffbindende Kraft des Bodens sich erst nach Monaten wieder erholt. Man könnte also auch gleich nach starken Frösten Impfversuche anstellen. Vielleicht wäre es auch nicht aussichtslos, dem Versuch näher zu treten, kräftige, sparsam arbeitende *Azotobacter*stämme zu züchten und solche als Impfmaterial zu benutzen. Man behauptet, daß es gelingt, auf Kreidepulver, welches mit Nährlösung durchtränkt ist, besonders leistungsfähige Stämme zu züchten.

Kommen wir nun zu den Knöllchenbakterien, so ist ja hier ganz klar, daß der von ihnen gebundene Stickstoff nicht allein ihnen oder der Leguminose, in deren Wurzeln sie leben, allein zugute kommt, sondern auch denjenigen Tieren und Menschen, welche vom Kraut oder von den Samen der Leguminosen sich nähren, oder den Pflanzen, die auf dem Acker leben, in welchem die Leguminosenwurzeln und Stoppelrückstände verbleiben oder die ganzen Pflanzen als Gründüngung untergepflügt werden.

In Deutschland allein sind 5 Millionen ha mit Leguminosen bepflanzt. Eine Mittelernte liefert pro ha 100 kg Stickstoff. Nehmen wir an, daß etwa die Hälfte davon durch die Knöllchenbakterien gebunden wird, so würden diese in Deutschland 5 Millionen Zentner Stickstoff

1) Burri, R., Ref. in K. J., 1904, Bd. 15, S. 402.

2) Düggeli, M., zit. nach A. Koch. Vgl. u. a. auch Perotti, R., Ref. in B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 264.

3) Koch, A., J. f. Ldw., 1909, S. 219. Vgl. auch Thiele, R., Ref. in B. C. II, 1906, Bd. 16, S. 557. Christensen, H. R., B. C. II, 1907, Bd. 17, S. 109. v. Feilitzen, H., Ref. in B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 232.

4) Koch, A., J. f. Ldwsch., 1909, S. 269. Dort weitere Lit. (auch über Impfversuche im großen).

5) Koch, A., J. f. Ldwsch., 1907, S. 355.

liefern, welche einen Wert von 33 Millionen Mark haben. Deutschland kauft für 60 Millionen Mark Salpeter in Chile.[1])

Die volkswirtschaftliche Bedeutung der Leguminosenzucht erhellt aus diesen Zahlen ohne weitere Erläuterung. So ist denn auch seit alters auf dem Acker Leguminosengründüngung eine bekannte Form der Zufuhr von Stickstoffverbindungen, welche aus dem freien Luftstickstoff herstammen, und zumal auf Sandboden empfehlenswert. Wir haben oben (S. 575) schon gehört, daß die von den Knöllchenbakterien gebildeten Stickstoffverbindungen nach Unterpflügung der Leguminosen sehr bald in Salpeter übergehen, falls die Bedingungen für nitrifizierende Bakterien nur einigermaßen günstig sind. Als Salpeter stehen sie dann den Wurzeln anderer Kulturpflanzen zur Verfügung. Auch ist oben schon darauf hingewiesen, daß Salpeter leicht ausgewaschen werden kann; nach einem nicht zu kalten, feuchten Winter kann im Februar schon die Hälfte der Stickstoffverbindungen ausgewaschen sein, wenn die Unterpflügung der Gründüngungspflanze im Oktober stattgefunden hatte; aus welchem Grunde es sich empfiehlt, leichten Sandboden stets unter Vegetation zu halten. Auf schweren Böden ist die Nitrifikation verlangsamt, die Gefahr des Nitratverlustes geringer, weshalb auf solchem die Gründüngung früher untergepflügt werden darf[2]), — auf schweren Böden wirkt allerdings die Gründüngung nicht mit gleicher Sicherheit günstig wie auf leichten. —

Bekannt ist es, daß bei Leguminosenanbau, falls die geeigneten Knöllchenbakterien nicht schon im Boden vorhanden sind, sich häufig die Impfung des Ackers mit Reinkulturen der zugehörigen Knöllchenbakterien unter Innehaltung der günstigen Bedingungen, z. B. des richtigen Feuchtigkeitsgehaltes[3]), nützlich erwiesen hat, wiederum zumal auf leichten Böden. Solche Reinkulturen werden in flüssiger Form oder auf Nährgallerte und neuerdings auch auf Bodenproben für die Praxis hergestellt; in letzter Form sollen die Bakterien ihre stickstoffbindende Kraft sehr lange bewahren, — ein weiterer Hinweis auf die günstige Einwirkung von Humusstoffen auf Bakterien.[4]) Eine andere Methode der Bodenimpfung besteht bekanntlich darin, daß man Impfboden von einem mit den betreffenden Leguminosen bestandenen Acker in größeren Mengen auf denjenigen Acker bringt, welcher geimpft werden soll. Impfung ist zumal dann von Bedeutung, wenn auf einem Feld die betreffenden Legu-

1) Nach Th. Remy.

2) Vgl. Seelhorst, C. v., Anm. auf S. 575.

3) Hiltner, L., Wochenschr. d. ldw. Ver. Bayern, 1906, Nr. 11, Ref. B. C.; Hiltner, L. u. Westermann, Ref. B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 449.

4) Simon, J., Vortr. i. d. ök. Ges. i. Kgr. Sachs. am 13. Nov. 1908.

minosen bis dahin noch nie gewachsen waren und auf leichten Sandböden des Ostens unseres Vaterlandes, auf moorigen Böden, auf Neuland usw. erweist sich die Impfung als wertvoll.[1]) In diesen Fällen ist ja bekanntlich Zucht von Leguminosen ein bewährtes Mittel, um sandigen in humösen Boden zu verwandeln, weshalb Grund genug vorliegt, das Wachstum der Leguminosen durch Impfung zu fördern. Es wird auch angegeben, daß auf Böden, die ihrer physikalisch-chemischen Beschaffenheit nach einer Leguminosenart nicht besonders zusagen, Impfung von Vorteil sei. Seradella z. B. soll für Impfung besonders dankbar sein, wenn man sie, die auf leichten Böden gut gedeiht, auf schweren Böden anzupflanzen sucht. Auch die Luzerne wird als eine für Impfung dankbare Art neben anderen genannt.[2])

Soviel über die stickstoffbindenden Bakterien der Ackerböden. Nun weiß jedermann, daß denselben, mag ihr praktischer Nutzen auch noch so hoch veranschlagt werden, ein gewaltiger Konkurrent erwachsen ist in den von Menschenhand geleiteten Anlagen, in welchen mittelst elektrischer Kraft gasförmiger Stickstoff gebunden und schließlich in die Form von pflanzlichen Düngemitteln gebracht wird. Von Präparaten, die mit Erfolg als Stickstoffdünger auf den Acker gelangen und deren Stickstoff in einer mit der Bodenqualität wechselnden Weise von den Kulturpflanzen ausgenutzt wird, sind der sogenannte Stickstoffkalk und der Kalkstickstoff zu nennen. Auch diese Körper unterliegen der zersetzenden Tätigkeit der Bodenbakterien[3]), ehe sie der grünen Pflanze zum Nutzen gereichen. Kalkstickstoff wird zunächst durch Wasser verseift, nämlich in Cyanamid und Kalk gespalten. Das erstgenannte Produkt wird von Bodenbakterien unter Ammoniakbildung zerlegt, wobei Harnstoff als Zwischenprodukt auftritt, während der Kalk in kohlensauren Kalk übergeht. Ohne uns in die ziemlich kontroverse Literatur einzulassen, erwähnen wir, daß *Bacterium lipsiense, erythrogenes* und *Kirchneri* als kräftige Zersetzer des Cyanamids im Boden genannt werden. An die Tatsache, daß Harnstoff spaltende Bakterien durch Humusverbindungen gefördert werden und solche als Kohlenstoffquelle ausnutzen, sei in diesem Zusammenhang nochmals kurz erinnert. Jedenfalls wird endlich aus jenen Düngemitteln Ammoniak gebildet, das nun entweder als solches oder, unter normalen Verhältnissen im Ackerboden, erst nach vorhergegangener Nitrifikation von der grünen Pflanze assimiliert wird. Weitere bodenbakteriologische Fragen spielen dann hier noch mit hinein. Kalk-

1) Gerlach u. Vogel, B. C. II, Bd. 22, 1909, S. 416.

2) Simon, J., Vortr. i. d. ök. Ges. Kgr. Sachs. am 13. Nov. 1908.

3) Löhnis, F., B. C. II, 1905, Bd. 14, S. 87. Ders. u. Sabaschnikoff, A., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 322.

stickstoff kann z. B. auf bestimmte Bodenbakterien Wirkungen äußern, die je nach der Qualität des Bodens verschieden sind. So soll *Azotobacter*[1]) in leichten Sandböden, nicht aber in schweren, tonigen Lehmböden durch Kalkstickstoffdüngung geschädigt werden. Und eine Reihe weiterer derartiger Angaben liegen vor, die für die Ausnutzbarkeit des Kalkstickstoffs und Stickstoffkalks von Bedeutung sind.[2]) Die Nitrifikation wird auf schweren Böden nach der übereinstimmenden Angabe mehrerer Forscher durch die genannten Düngemittel nicht beeinträchtigt.

Um endlich noch an einem letzten Beispiel zu zeigen, wie tief Bakterientätigkeit in das Leben unserer Kulturgewächse eingreift, sei auf die Behandlung des Ackers mit Schwefelkohlenstoff hingewiesen Als Bodenmüdigkeit bezeichnet man eine im wesentlichen noch rätselhafte Erscheinung, die darin besteht, daß ein Boden, wenn er mit einer Pflanzenart bestellt war, eine Zeitlang Ruhe braucht, ehe er wieder von derselben Art gute Erträge liefert, während andere Pflanzen auf ihm gut gedeihen können. Vielleicht handelt es sich dabei um schädliche Wurzelausscheidungen irgendwelcher Art: es könnte sich auch im Anschluß an eine bestimmte Vegetation eine besonders ungünstige Bakterienflora entwickeln usw. In manchen Fällen — dann ist es aber keine Bodenmüdigkeit im engeren Sinne — handelt es sich um den Mangel eines Nährstoffes, z. B. bei gewissen Fällen von Kleemüdigkeit. Solche Bodenmüdigkeit kann man nun durch Behandeln des Bodens mit Schwefelkohlenstoff bessern, und so erhebt sich die Frage, wie dieses Gift oder auch andere Gifte wirken; auf diese Weise kam man dazu, auch unabhängig von der Bodenmüdigkeit den Einfluß des Schwefelkohlenstoffes auf das Wachstum der Kulturpflanzen sowohl als der Bodenbakterien zu untersuchen. Es hat sich nun ganz einwandfrei zeigen lassen, daß Schwefelkohlenstoff bzw. auch andere Gifte, die man dem Ackerboden inkorporiert, hier ebenso wirken wie andere schädliche Stoffe, d. h. in größeren Mengen hemmend oder tötend, in geringeren aber stimulierend (S. 288). So erklärt sich die günstige Wirkung solcher Gifte bei Bodenmüdigkeit zum Teil dadurch, daß sie auf die Kulturpflanzen eine Reizwirkung ausüben und sie zu kräftigem Wachstum anregen. An dieser Stelle interessiert uns aber nicht die direkte Wirkung der Gifte auf höhere Pflanzen, vielmehr der Nachweis, daß auch die Bodenbakterien in ganz derselben Weise durch Gifte beeinflußt werden: Fäulnisbakterien, nitrifizierende und denitrifizierende, stickstoffbindende usw. werden,

1) Remy. Th., B. C. II, 1907, Bd. 18, S. 321.
2) Koch, Alfred, B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 751 (hier frühere Lit.).
3) Fred, E. B.. Diss. Göttingen 1911.

wenn man sie unter möglichst natürlichen Bedingungen, in Reinkultur mit kleinen Mengen von Giften, z. B. Äther, Schwefelkohlenstoff, Kupfersulfat, Salvarsan, Kaliumbichromat behandelt, zu kräftigerer Lebensleistung angeregt. Die optimale Dosis des Giftes, die Schnelligkeit, mit der die Reizwirkung sich einstellt, wechselt natürlich und hängt ganz von dem Versuchsobjekt ab. Alles das ist ja nach unseren früheren Erfahrungen zu erwarten gewesen. Es ist auch ganz begreiflich, daß die Wirkung solcher Gifte unter ganz natürlichen Bedingungen, bei der Wirkung auf natürlichen Boden mit seiner so komplizierten Mikrobenflora und seiner wechselnden physiko-chemischen Beschaffenheit recht verschieden ausfallen, und daß sich hemmende und fördernde Wirkung kombinieren, erstere in letztere umschlagen kann bei allmählicher Verflüchtigung des Giftes. Wir erwähnen hier noch folgende Erfahrungen:

Die Nitrifikation[1]) im Acker wird durch Schwefelkohlenstoff zunächst gehemmt, nach einiger Zeit aber schlägt die Hemmung in eine Förderung um, es macht sich also nunmehr eine Reizwirkung des Schwefelkohlenstoffs geltend; somit kann wohl der Fall eintreten, daß Schwefelkohlenstoffbehandlung insofern für den Landmann von Nutzen ist, als sie die Nitrifikation hinausschiebt und so das sonst eventuell eintretende Ausgewaschenwerden des Salpeters und die Assimilation des Salpeters durch Mikroorganismen verhindert, ohne zu bewirken, daß sich die Nitrifikation auf die Dauer in bescheidenen Grenzen hält.

Auch auf stickstoffbindende Bakterien hat der Schwefelkohlenstoff und auch andere Gifte spezifischen Einfluß. Er begünstigt *Azotobacter* schon in Reinkulturen, ganz besonders aber in Rohkulturen und im Boden, indem er ihm schädliche Arten — es werden hier z. B. die Pektinvergärer genannt — schon bei geringer Dosierung hemmt.

Manche Forscher[2]) schieben aber eine andere Wirkung des Schwefelkohlenstoffs, die natürlich auch nur durch spezifisch verschiedene Widerstandskraft der Bodenorganismen gegen dies Gift verständlich wird, in den Vordergrund: Er tötet viele kleine und auch größere Wesen, die im Boden hausen; von größeren Tieren werden u. a. auch Mäuse genannt, aber auch Unkräuter, Bakterien usw. werden vernichtet, und so werden die sonst in deren Leibern festgehaltenen Stoffe frei; zumal ihre Stickstoffverbindungen werden dann durch die überlebenden Mi-

1) Colemann, L. C., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 401.

2) Heinze, B. C. II, 1906, Bd. 17, S. 329 u. 1907, Bd. 18, S. 1. Störmer, K., B. C. II, 1908, Bd. 20, S. 282. Hiltner, L., Jahresb. d. V. f. angew. Bot. 1908, S. 200.

kroben mineralisiert und den Kulturgewächsen zugänglich. Zu beachten ist sodann folgendes: Bei jeder Düngung, zumal Stickstoffdüngung, ist, wie wir wissen, an die Möglichkeit zu denken, daß die den Kulturgewächsen zugedachten Stoffe nicht diesen zugute kommen, sondern Bodenbakterien, die ammon-[1]) und salpetersaure Salze assimilieren; man nennt sie in der landwirtschaftlichen Bakteriologie auch „eiweißbildende" Bakterien[2]) (z. B. *Bact. radiobacter, turcosum, agreste*)[3]), eine etwas mißverständliche Bezeichnung, weil ja alle Lebewesen bei der Assimilation Eiweiß bilden. Diese in erster Linie und auch andere sollen nun durch Schwefelkohlenstoff getötet werden und so den assimilierten Stickstoff wieder nach außen abgeben. Die Richtigkeit dieser Erklärung der Schwefelkohlenstoffbehandlung als einer Stickstoffdüngung ist aber keineswegs allgemein anerkannt.[4])

Die zuerst erfolgende Verminderung der Bakterienzahl des Bodens infolge von Schwefelkohlenstoffbehandlung kann man nun auch leicht nachweisen. Ein Gramm Boden, der vor der Behandlung in einem Gramm 2000 Millionen Bakterien enthielt, führte nach derselben nur noch den 5. Teil, die dem Gift widerstanden hatten, unter diesen letzteren z. B. auch *Streptothrix odorifera*, die als chitinzersetzende Form bezeichnet wird (S. 385) und welcher der „Erdgeruch" zu danken ist.[5]) Auch mittels der Kohlensäuremethode[6]) kann man eine Lähmung des Bakterienlebens im Boden nach Schwefelkohlenstoffbehandlung nachweisen, die aber, wie nach obigen Ausführungen nicht anders zu erwarten ist, bald aufhört und in ihr Gegenteil umschlägt. In einem Boden, der pro Kilo etwa 15 g Schwefelkohlenstoff erhielt, zeigte sich bis zum 9. Tag eine Beeinträchtigung, sodann aber wieder Hebung der Bakterientätigkeit.

In manchen Fällen, in denen Verrottung oder Zersetzung hintangehalten werden soll, z. B. wenn man die Verrottung von Dünger oder von Gründüngungsmassen hemmen will, dürfte Schwefelkohlenstoff, wenn er Fäulnisbakterien zurückdrängt, gute Dienste leisten können.[7]) Übrigens würde rechtzeitige Behandlung des Mistes mit Schwefelkohlenstoff sich auch darum empfehlen können, weil im Mist gleich-

1) Lemmermann, O., u. Mitarbeiter. Ref. B. C. II, 1910, Bd. 26, S. 262.
2) Gerlach u. Vogel, B. C. II, 1901, Bd. 7, S. 609; vgl. auch ebenda 1912, Bd. 32, S. 169.
3) Löhnis, F., B. C. II, 1905, Bd. 14, S. 582.
4) Koch, A., B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 175.
5) Störmer, K., a. a. O.
6) Hesselink v. Suchtelen, F. H., B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 45.
7) Ehrenberg, P., Ref. B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 261.

falls die ungünstige Wirkung salpeter- und ammonassimilierender Bakterien nachgewiesen ist.[1])

Wie die Behandlung mit Giften hat auch das Sterilisieren des Bodens im strömenden Dampf oft die Folge, daß Pflanzen nachher auf ihm üppiger wachsen; das ist u. a. nachgewiesen für Lein, Senf[2]), Hafer.[3]) Aber auch Bakterien, die in durch Hitze sterilisierten Boden eingesät werden, gedeihen in solchem besonders gut. Das beruht einmal darauf, daß tote Stoffe des Bodens durch den Dampf aufgeschlossen werden, sodann darauf, daß die Bodenmikroben abgetötet werden[4]) und die Stoffe, die ihre Zellen aufbauen, nunmehr ihren Metabionten zur Verfügung stehen; ganz besonders ist aber zu beachten, daß der Konkurrenzkampf um die Nahrung in solchem Boden wegfällt, der Kampf um die Nährsalze, den die Kulturgewächse mit den Bodenmikroben zu führen haben, und der Kampf um organische und anorganische Stoffe, den diese untereinander ausfechten.

Freilich beobachtet man auch anfängliche Schädigung von Kulturpflanzen auf erhitzt gewesenem Boden, die aber, zumal bei günstiger Temperatur bald überwunden wird; dies dürfte darauf beruhen, daß bei der Erhitzung auch schädliche Stoffe entstehen. Solche Schädigung tritt sowohl ein auf humusreichem Boden als auch auf leichtem Sandboden, der nur etwa 0,016% Stickstoff, also den 10. Teil von dem Stickstoffgehalt des Humusbodens führt. Wir haben das hier kurz erwähnt, weil man auch mit der Möglichkeit wird rechnen müssen, daß förderlich wirkende Bodenmikroben abgetötet werden und der Boden dadurch vorübergehend minder tauglich wird.[5])

Mit einem Wort sei endlich darauf hingewiesen, daß auch die Frage der Ackerunkräuter, abgesehen davon, daß sie als Gründünger wirken, ihre „bakteriologische Komponente" hat. Hederich soll dadurch schädlich wirken, daß er Kalk an sich reißt, so den Bakterien diesen Stoff entzieht und die Nitrifikation beeinträchtigt.[6]) Von anderer Seite wird das bestritten.[7])

Die Frage, inwieweit Äcker, welche mit besonderen Pflanzen bestellt werden, auch ihre eigene Bakterienflora haben, ist mehrfach untersucht worden. Soweit es sich um Leguminosenäcker handelt, ist das

1) Lemmermann, O., a. a. O.
2) Stahl, E., Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, S. 539.
3) Koch, A, u. Lücken, G., J. f. Ldwsch. 1907, S. 161.
4) Fischer, H., B. C. II, 1909, Bd. 22, S. 671 (hier Literatur).
5) Koch, Alfr., u Lücken, G., a. a. O.
6) Gutzeit, E., B. C. II, Bd. 16, S. 358.
7) H. Fischer. (Anm. 1 a. S. 573).

oben besprochen worden. Hier sei noch kurz erwähnt, daß man z. B. jene Semiklostridien, die in gedüngtem Ackerboden vorkommen und die der Zuckerfabrik schädlich werden können, zumal auf Rübenäckern sehr zahlreich antrifft[1]), sind doch unter 10 Millionen auf Agar wachsender Keime u. U. 2 Millionen Semiklostridien nachweisbar. Wir kommen auf diese Frage zurück, wenn wir im nächsten Kapitel die epiphytische Bakterienflora der grünen Pflanze besprechen.

* * *

Im Anschluß an die Bakterien der Felder wäre nun noch der Bakterienflora einiger anderer, von Menschen bestellter bzw. ausgenutzter Standorte zu gedenken, der Wälder und Wiesen, der Weinberge usw. Allzuviel können wir darüber allerdings nicht sagen, zum Teil deshalb nicht, weil keine eingehenden Beobachtungen vorliegen; wir begnügen uns auf einige Hinweise, die hauptsächlich den Stickstoffkreislauf unter dem Einfluß der Bakterien betreffen.

In Weinbergen[2]) hat man schon bald nach der Entdeckung und ersten Isolierung freilebender, stickstoffixierender Bakterien solche aufgefunden, und zwar das *Clostridium Pasteurianum*.

Bakteriologische Beobachtungen der Wiesenböden liegen wohl noch kaum vor: daß Wiesengräben häufig bevorzugte Standorte von Eisenbakterien sind, hörten wir schon. Was den Gehalt der Wiesen an Stickstoffverbindungen angeht, so wird derselbe durch Wegführen des Heus jahraus, jahrein stark vermindert. Man[3]) hat darauf hingewiesen, daß vielleicht ähnlich wie im Ackerboden auch in den Wiesen die zellulosereichen Reste der Gräser, die im Boden verbleiben, die Kraftquelle sind, die zuerst von zelluloselösenden Bakterien aufgeschlossen und sodann von stickstoffixierenden Bakterien ausgenutzt werden können, durch deren Tätigkeit jener Verlust an Stickstoffverbindungen kompensiert wird. Beobachtungen, die diese Vermutungen wohl stützen könnten, fehlen aber noch. Über den Bakteriengehalt von Moorböden[4]) liegen gleichfalls Beobachtungen vor. Saure Hochmoorböden sind arm an Bakterien. Führen wir ein paar Daten an, die sich auf ein schwedisches Hochmoor beziehen: Es zeigte sich, daß der geringe Bakteriengehalt mit der Jahreszeit wechselt, mit der Temperatur steigt und fällt. Ent-

1) Maaßen, A., Arb. a. d. biol. Abt. f. Ld.- u. Forstwirtsch., 1905, Bd. 5, S. 1.
2) J. Behrens.
3) Alfred Koch.
4) Fabricius, O., und Feilitzen, H. v., B. B. II, 1905, Bd. 14, S. 161. Feilitzen, H., Ref. B. C. II, 1911, Bd. 29, S. 232.

wässerung steigert den Bakteriengehalt nicht sonderlich, wohl aber Kalkung, Besandung, Düngung, Bearbeitung — was wir nach unseren Ausführungen über die Verhältnisse im Ackerboden ohne weiteres begreifen. Daß Stallmistdüngung besonders günstig wirkt, ist ebenfalls aus dem früher Gesagten wohl begreiflich; durch Düngung und Bearbeitung kann der Keimgehalt im Hochmoor auf dieselbe Höhe gebracht werden, die sich gewöhnlich in Niederungsmooren findet. Einige Zahlen: Unkultiviertes Hochmoor enthielt in einem Gramm Boden durschnittlich 200000 Keime, mit Sand behandeltes ca. 7 Millionen, mit Stallmist versehenes sogar bis zu 22 Millionen. Zum Vergleich sei erwähnt, daß in einem mit Stallmist versetzten, mittelschweren Lehmboden zur Brachezeit 9½ Millionen Keime mittels derselben Methode (Fleischwasserpeptongelatineplatten) gefunden wurden. Über den Wert derartiger Zahlen vgl. man das auf S. 561 Gesagte; bei den gewaltigen Ausschlägen kommt es aber auf ein paar Tausend mehr oder weniger kaum an.

Endlich der Wald! Auch hier liegen bekanntlich die Dinge so, daß mit Holz und Streu jährlich gewaltige Stickstoffmengen weggebracht werden, daß also die Frage auftauchen muß, wie dieser Verlust ersetzt wird, denn gedüngt wird der Waldboden nicht. Man hat nun berechnet, daß dem Hektar Wald mit Niederschlägen jährlich 12 kg gebundener Stickstoff zugeführt werden, daß andererseits mit dem Holz aus einem Hektar Buchenwald jährlich 10 bis 14 kg, mit der Streu aber 30 bis 40 kg Stickstoffverbindungen entführt werden. Falls diese Berechnung stimmt, ist die Ausfuhr von Holz allein aus dem Wald auch dann unbedenklich, wenn im Wald keine weiteren stickstoffbindenden Prozesse stattfinden. Rücksichtslose Ausfuhr der Streu aber würde den Bestand an Stickstoffverbindungen dauernd vermindern. So hat man denn auch im Wald schon lange nach stickstoffbindenden Mikroorganismen gesucht und angegeben, daß solche zumal im Winter auf Kosten des gefallenen Laubs tätig sein sollen.[1]) Man hat sowohl *Azotobacter* (S. 587) als auch *Clostridium Pasteurianum*[2]) oder verwandte Formen nachgewiesen. Ihre Tätigkeit wäre zumal dann von großer Bedeutung, wenn im gefallenen Laub durch denitrifizierende Bakterien, Auswaschungserscheinungen usw. Verluste an Stickstoffverbindungen auftreten sollten. Es ist darauf hingewiesen worden, daß vielleicht auch im Wald zunächst zellulosel ösende Bakterien tätig sind und den Stickstoffbindern Kohlenstoffverbindungen in Form der Zersetzungsprodukte der Zellulose überant-

1) Lit. bei Koch, A., in Lafars Hdb., Bd. 3, S. 1.

2) Süchting, H., Ref. B. C. II, 1905, Bd. 14, S. 342. vgl. auch Düggeli, M., zit. n. Koch, A., J. f. Ldwsch. 1909, S. 269.

worten. Die ganze Frage bedarf aber erneuter Bearbeitung und ist keineswegs geklärt.[1])

Andere Forscher vertreten die Meinung, daß im Wald in erster Linie höhere Pilze als Stickstoffbinder tätig sind, eine Behauptung, von der wir gleichfalls schon gehört haben (S. 521), daß jede weitere experimentelle Stütze nur erwünscht sein kann.

Wir schließen mit dem Hinweis, daß Nitrifikation im Waldboden nachgewiesen werden kann, im allgemeinen wohl erst in einiger Tiefe, 10 bis 20 cm unter der Oberfläche, da die obersten Schichten sauer reagieren und darum nicht für nitrifizierende Bakterien günstig sind. Es zeigte sich, daß die Nitritbildung in Kulturen, die mit Waldboden angesetzt waren, rasch verlief, die Nitratbildung aber langsam, so daß sich Nitrit in den Lösungen ansammelte.[2])

1) Hornberger, vgl. Ehrenberg, B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 342.

2) Migula, W., B. C. II, 1990, Bd. 6, S. 365. Albert, R., u. Luther, A. Ref. in B. C. II, 1909, Bd. 24, S. 255. Nachtr. Anm.: Vgl. Weis, F., B. C. II, 1910, Bd. 28, S 434.

Kapitel XX.

Die Bakterien des Meeres. Bakterien als Bewohner anderer Lebewesen.

Im Anschluß an die Bakterien der Felder, Wiesen und Wälder wollen wir nunmehr die Bakterienflora des Meeres im Zusammenhang behandeln, nachdem wir schon früher über Meeresbakterien allerlei gehört haben. Auch das Meer ist ja, wie jene anderen eben genannten Standorte, dem Menschen als Nahrungsspender dienstbar. Gegenüber dem Acker besteht zwar insofern ein wesentlicher Unterschied, als der Mensch das Meer nicht bestellt und höchstens unfreiwillig mit den im Flußwasser vorhandenen Abfallstoffen düngt. Immerhin entnimmt er ihm gewaltige Nahrungsmengen in Gestalt von Fischen und anderen Tieren, so gewaltige, daß die Frage, ob im Meer Raubfischerei getrieben wird, auftauchen konnte. So ergibt sich denn hier die auch für den menschlichen Haushalt wichtige Frage, inwieweit Bakterien durch ihre Lebenstätigkeit für die Produktionskraft des Meeres mitbestimmend sind. Alles das würde auch für den Fall zutreffen, daß das Meer ein Süßwasserbecken wäre; der besondere Reiz der Meeresbakteriologie liegt aber u. a. auch darin, daß sie sich mit der Frage zu befassen hat, inwieweit der Salzgehalt die Ausbildung einer besonderen Flora von Meeresbakterien mit sich bringt, ob dieselben oder andere Arten dort jene eigenartigen Leistungen für den Kreislauf der Stoffe vollbringen, wie auf der Feste, inwieweit Bakterien, die von dem Festland ins Meer gelangen und umgekehrt, sich an ihrem neuen Standort behaupten oder bald im Konkurrenzkampf untergehen.

Die ganze Organismenwelt des Meeres, und gleiches gilt übrigens auch von den größeren Süßwasserbecken, wird eingeteilt in das sog. Benthos, das Plankton und das Nekton. Dem Benthos wird alles zugerechnet, was am Boden des Meeres lebt, dort festgeheftet ist oder auf demselben kriecht, Plankton ist alles, was im Wasser treibt, zum Teil zwar Eigenbewegung zeigt, aber doch willenlos den Meeresströmungen preisgegeben ist, während endlich als Nekton die Gesamtheit aller Wesen bezeichnet wird, die im Wasser nicht treiben, sondern

schwimmen, d. h. vor allem größere Formen, wie Fische, Wale usw. Können wir nun in ähnlicher Weise auch die Meeresbakterien einteilen? Dem Benthos wären offenbar zunächst alle Bakterien zuzurechnen, welche wie *Beggiatoa* am Grund des Meeres dahinkriechen, sodann Arten, die in Form von Zooglöen oder sonstwie im unbeweglichen Zustand Schlamm, Steine, Muschelschalen usw. am Meeresgrund überziehen; endlich vor allen die festgehefteten Bakterien, Fadenbakterien, die z. B. auf anderen Algen als sog. Epiphyten wachsen, eventuell auch auf Tieren am Grunde des Meeres oder auf faulenden Leichen von Tieren oder Pflanzen. Aber auch frei bewegliche Arten, die zwischen den Bodenteilchen oder unmittelbar über der Oberfläche des Meeresgrundes hausen, weil sie dort in erster Linie ihre Lebensbedingungen verwirklicht finden, gehören zum Benthos. Dem Plankton würden wir zurechnen müssen alle jene Formen, die unabhängig vom Grunde das Wasser bevölkern, seien es geißellose Formen, seien es geißeltragende. Denn auch die letzteren treiben als ein Spiel der Meeresströmungen dahin. Auch solche Bakterien, die auf anderen Planktonwesen festsitzen, würde man als Bakterien des Planktons zu bezeichnen haben. Dem Nekton endlich könnte man nur solche Bakterien zurechnen, von denen man nachweisen kann, daß sie auf Tieren des Nektons ihren vorzüglichsten Standort aufgeschlagen haben. Daß hier keine scharfen Unterschiede vorliegen können, ist klar. Lebt ein Leuchtbakterium z. B. mit Vorliebe auf der Oberfläche eines Fisches, so wird es gleichwohl auch als Planktonform gedeihen können. Bakterien des Benthos werden gleichfalls dauernd durch Strömungen in die Höhe gerissen werden und zeitweilig dem Plankton angehören, Strömungen, die ganz analog wirken dem Wind, der auf dem Land den Staub emporwirbelt. Oft wird es äußerst schwierig sein, zu entscheiden, wo die bevorzugten Standorte eines aus dem Meer isolierten Spaltpilzes sind. Da offenbar in Wasserbecken die Mischung der Arten eine weitaus vollkommenere sein wird als auf dem Lande, so wird es seine besondere Schwierigkeit haben, in jedem Fall die Entscheidung sicher zu treffen, ob ein Meeresbakterium an der Stelle, wo man es findet, bloß ein vorübergehender Gast oder steter Bewohner ist.

Behalten wir diesen Mangel an festen Grenzen im Auge, so können wir der besseren Übersicht halber die genannte Gruppierung beibehalten und wollen nun mit einem kurzen Ausblick auf die Benthosbakterien beginnen. Fangen wir in Gedanken mit dem küstennahen Benthos an, um sodann in die Tiefen der Weltmeere hinabzusteigen. Wir[1]) betrachten

1) Die auf den folgenden Blättern besprochenen Bakterienstandorte sind benannt in engster Anlehnung an Krümmels Hdb. der Ozeanographie 1907. 2. Aufl.

zunächst die sog. litoralen oder landnahen Ablagerungen, die man einteilt in die Ablagerungen des Strandes und die sog. Schelfablagerungen, welch letztere sich an den Strand nach unten hin anschließen. Der Strand ist der „Berührungssaum zwischen Meer und Land", und die Strandablagerungen können ein sehr verschiedenartiges Gepräge zur Schau tragen. An Felsküsten handelt es sich um den mit Blöcken übersäten sog. Blockstrand. Über diesen ist in bakteriologischer Beziehung wohl nur insofern einiges zu sagen, als er stellenweise mit Tangen besetzt ist, welche anderen Wesen einen Unterschlupf bieten, somit auch Bakterien beherbergen, welche hier reichliche organische Nahrung finden, obwohl Abfallstoffe von Tieren und Leichen von Tieren und Pflanzen in den meisten Fällen in die Tiefe entführt werden. Daß Bakterien, welche in diesen Zonen leben, eigentümliche Anpassungen zeigen, haben wir früher gehört, erinnern uns hier z. B. an den *Bacillus sporonema*, der im sporenführenden Zustand fadenförmig auswächst und dessen fadenförmige Fortsätze als Ankerorgane dienen, d. h. zur Festheftung, und auf diese Weise bewirken sollen, daß bei sinkendem Wasser die Zellen nicht ins Meer hinausgeschwemmt werden, umgekehrt zur Zeit der Flut dafür sorgen, daß dieselben ihren Standort nicht verlassen, nicht zu weit landeinwärts getragen werden. Wir haben ferner gehört, daß man den Besitz von Gallerthüllen, den dort wachsende Bakterien zeigen, auch als einen Schutz gegen Austrocknung betrachtet, somit als eine Anpassung an die Eigentümlichkeit, daß ihr Standort bald von Wasser entblößt, bald mit Wasser überschwemmt wird. Nähere Untersuchungen über die Bakterienflora dieses Algengürtels stehen noch aus. Bakterien, welche die Zellhäute der Rotalgen (*B. gelatiçum*), sowie die der andern Meeresalgen, auflösen, werden wohl immer nachweisbar sein. Auf einige Fälle von Epiphytismus und Parasitismus kommen wir später noch zu sprechen.

Im Gegensatz zu dieser Felsküste steht nun der weiche, kiesige oder sandige Strand, der jedenfalls da, wo das Wasser bewegt ist, im allgemeinen arm an organischen Stoffen ist. Immerhin leben in demselben Kieselalgen, kleine blaugrüne Algen usw., so daß wir auch aus solchem Meeressand heterotrophe Bakterienformen herauszüchten können. Es wäre noch zu untersuchen, ob die Bakterienflora wechselt, je nachdem der Sand mehr oder minder Kalk beigemengt enthält. Von Formen mit besonderem Stoffwechsel wäre hier *Azotobacter* zu erwähnen, das auch vom eigentlichen Strand aus landeinwärts im Sand nachweisbar ist, soweit die nötige Feuchtigkeit in demselben vorhanden ist; zumal in der Nähe der Wurzeln höherer Pflanzen findet man es und jedenfalls auch eine ganze Anzahl weiterer Bakterien, die zum Teil noch ungenügend be-

kannt sein dürften. Wandern wir in Gedanken noch etwas weiter landeinwärts, so gelangen wir in den salzfreien Sand der Dünen, in welchem sich keine halophile, sondern eine sog. psammophile Flora vorfindet; auch hier hat man *Azotobacter* nachgewiesen, hier finden wir von höheren Gewächsen, wie schon S. 529 bemerkt wurde, Ölweidengewächse, ferner auch Leguminosen (*Lathyrus maritimus* u. a. m.), d. h. Pflanzen, welche in Wurzelknöllchen stickstoffbindende Bakterien führen, und es wäre interessant zu untersuchen, ob die an solche Pflanzen angepaßten Knöllchenbakterien sich weitgehend unterscheiden von denen, welche wir auf unseren Äckern finden. Kehren wir zum eigentlichen Strand zurück, so sehen wir, daß die obere Grenze des Wellenbereichs gebildet ist von losgerissenem, faulendem Seegras und Algen, die in Zersetzung begriffen sind; hier entfaltet sich natürlich wegen des Reichtums an organischen Stoffen ein lebhaftes Bakterienleben, besonders die üblichen heterotrophen Fäulnisbakterien können sich hier betätigen. Untersuchungen, wieweit in diesen salzdurchtränkten Massen die Fäulnisbakterien mit denen des Süßwassers übereinstimmen, sind noch nicht in hinreichendem Umfang angestellt. Besonders interessant, zum Teil auch in bakteriologischer Hinsicht etwas besser bekannt sind jene Strandablagerungen, die sich nicht am Rand von bewegtem, sondern von ruhigem Wasser bilden, sog. Schlickablagerungen, gekennzeichnet durch reichliche Beimengung organischer Stoffe. Hier entfaltet sich ein buntes Bakterienleben, hier sind u. a. die Stellen, wo man von ganz flacher Wasserschicht bedeckt Ansammlungen von Purpurbakterien, Beggiatoen und anderen Schwefelbakterien nachweisen kann. Hier sind die Fundstellen für jene noch so wenig bekannten Gattungen von Fadenbakterien, wie z. B. *Phragmidiothrix*. Von wichtigeren Formen wären ferner zu nennen *Nitrosomonas* und *Nitrobacter*, die in reinem Sand infolge des Mangels von Ammoniumverbindungen nicht nachweisbar sind, hier aber die allerobersten Schichten des Grundes bewohnen. Auf ihre Eigenart und Bedeutung für den Meeresstoffwechsel kommen wir weiter unten noch zu sprechen. Auch *Bacillus amylobacter*, dieser auch in der Tiefe des Schlammes, ebenso *Azotobacter* finden sich hier. Auch denitrifizierende Arten hat man hier gefunden, zwei ziemlich anspruchsvolle Formen, *Bact. actinopelte* und *lobatum*; im Laboratorium gedeihen sie sehr gut in Muscheldekoktnährlösungen; ihre Temperatur liegt bei 22°, doch denitrifizieren sie noch bei 5°, so daß ihre Tätigkeit auch am kalten Meeresgrund nicht lahmgelegt ist. *B. lobatum* vermag nur Nitrite zu zerlegen, nicht Nitrate; *actinopelte* auch Nitrate; doch scheint bei letzterer Art die Befähigung zur Nitratzerlegung ziemlich wechselnd zu sein, und *B. lobatum* soll durch längere Reinkultur die Kraft, Nitrite zu

zerlegen, gleichfalls einbüßen.[1]) Das eben Ausgeführte gilt in erster Linie für die Ostsee. Nicht im entferntesten genügend bekannt sind die Fäulnis- und anderen Bakterien in jenen tropischen Schlammlagern, in den Mangrovedickichten, die als unübertreffliche Schlickfänger bezeichnet werden. Ferner in jenen ganz aus Pflanzen bestehenden Torflagern mariner Tange, die z. B. an der französischen und spanischen Küste angegeben werden. Auch wird sich der Blick des Bakteriologen richten auf jene Stellen des Strandes, an welchen große Mengen von Treibholz angeschwemmt sind, und er wird sich fragen, ob in diesem in tropischen Gegenden schnell faulenden Treibholz eine andere Bakterienflora nachweisbar ist als in den Treibholzlagern der sibirischen Küste, welche infolge der großen Kälte nur langsam der zersetzenden Bakterientätigkeit verfallen. Daß Treibhölzer, die in großen Mengen angehäuft sind, zumal dann, wenn sie im Laufe der Zeiten allmählich mit Ton bedeckt und vergraben werden, einen besonders günstigen Standort für anaerobe Bakterien abgeben, ist einleuchtend; wir haben darüber ja auch schon einiges gehört bei Besprechung der Methanquellen an der Mississippimündung (S. 459), und wir werden bei dieser Gelegenheit auch daran wieder erinnert, daß solche und ähnliche Schlicklager mehr oder minder stark durch Flußläufe genährt, d. h. immer wieder mit neuen organischen Massen versehen werden, und daß wir stets die Frage zu untersuchen genötigt sind, ob die dort hausenden Bakterien echte Meeresbakterien oder vom Lande her eingeschwemmt sind. Es ist zu betonen, daß zumal das Brackwasser am Strande ein besonders beliebter Standort für viele interessante Bakterien ist. Schöpft man aus Brackwassergräben, an deren Oberfläche grüne Wasserpflanzen gedeihen, mit einem Glas Wasser heraus, so kann man nicht selten beobachten, daß dasselbe schon in ganz dünner Schicht undurchsichtig, schmutzig rot-violett gefärbt ist von ungezählten Purpurbakterien, die in demselben leben.

Von den Bakterien der eigentlichen Strandablagerungen sind nicht scharf zu trennen diejenigen der Seichtwasserablagerungen oder Schelfablagerungen. In Meeren, welche keine Gezeiten haben, z. B. der Ostsee, wachsen hier auf Sand und Steinbänken Algen. Durch meerwärts gerichtete Wasserströmungen werden alle abgestorbenen fauligen Massen weiter nach unten entführt, so daß die Algen im reinen Wasser wachsen, wie das für die meisten derselben eine unerläßliche Lebensbedingung ist. Gleichwohl findet man auch auf ihnen eine noch näher zu untersuchende

1) Baur, E., Wiss. Meeresuntersuch., Kiel 1901, N. F. Bd. 6, S. 11. Nachtr. Anm. Vgl. noch Parlandt, D., Ref. Bot. Ztbl. 1912, Bd. 119, S. 52 (Denitrifikation im baltischen Meere).

Flora epiphytischer Bakterien, z. B. ist auch *Azotobacter* in der Ostsee auf ihnen nachgewiesen worden.

Man[1]) hat die Anschauung vertreten, daß *Azotobacter* auch auf andern Meeresalgen so reichlich vorkomme, daß diese zum guten Teil von ihm ihre Stickstoffverbindungen beziehen könnten. Diese anregende Arbeitshypothese war ausgesprochen worden mit Rücksicht auf die fabelhaft schnelle Entwicklung gewisser Meeresalgen, Braunalgen, die zumal in kalten Meeren förmliche Wälder bilden, welche das Interesse des Forschers und des Laien in gleicher Weise erwecken und die zum Teil zwar ausdauernd sind, zum Teil aber auch im Laufe eines Jahres zu großen Pflanzen heranwachsen müssen. So wurde man veranlaßt, nach einer Quelle von Stickstoffverbindungen zu suchen, die recht in ihrer Nähe flösse, weil es schwer hält, sich vorzustellen, daß die großen Mengen Stickstoffverbindungen, welche für das Wachstum benötigt werden, in verhältnismäßig kurzer Zeit aus der verdünnten Lösung von Stickstoffverbindungen, welche das Seewasser vorstellt, geschöpft werden könnten.

Es wäre lohnend, zu untersuchen, ob auf Algen, die dauernd von Wasser bedeckt werden, eine andersartige Bakterienflora sich vorfindet als auf jenen oben genannten, die im auftauchenden Gürtel leben. Natürlich dürfte man dann nur solche Standorte vergleichen, die im übrigen, was den Salzgehalt usw. angeht, möglichst gleichartig sind.

Das eigentliche Zersetzungsmaterial dieser Algen sammelt sich, wie eben gesagt, als sog. Modde an tieferen Stellen an, und hier entfaltet sich wiederum ein reiches Bakterienleben, ähnlich dem, wie wir es oben in den Schlicklagern des Strandes schon schilderten, mit dem es ja im direkten Zusammenhange steht. Überall finden sich hier anaerobe Fäulniserreger, Buttersäurebakterien; in der Ostsee hat man nachgewiesen jene zwei oben genannten Denitrifikationsbakterien; auf der Oberfläche des Schlammes haust in der Kieler Föhrde *Azotobacter*. Auch nitrifizierende Bakterien hat man in der Ostsee gefunden, an seichteren Stellen sowohl *Nitrosomonas* als auch *Nitrobacter*, an tieferen, etwas landfernen Stellen nur den erstgenannten.[2]) Beides sind Salzwasserformen, die am lebhaftesten dann arbeiten, wenn die Nährlösung denselben Salzgehalt hat wie ihr Standort. Doch können sie an höheren wie an niederen Salzgehalt gewöhnt werden. Auch in der Nordsee sind in der Helgoländer Fahrrinne Nitrobakterien nachweisbar. Im Golf von Neapel, in welchem sie von einem Forscher vermißt worden sind, wurden sie von einem andern gefunden.[2]) Es handelt sich dabei um Formen, die allem Anschein nach

1) Reinke, J., Ber. d. d. bot. G. 1903, Bd. 21, S. 371 u. 1904, Bd. 22, S. 95.
2) Thomsen, P., Diss. Kiel 1908 (auch wissensch. Meeresuntersuchungen).

dem Salzgehalt des Mittelmeers besser angepaßt sind als niedrigeren Salzkonzentrationen. Morphologisch sind sie von den aus westeuropäischem Ackerboden isolierten nicht zu unterscheiden. An der norwegischen Küste gelang es im allgemeinen nicht, nitrifizierende Bakterien im Meere zu finden.[1]) Die Angaben, ob *Azotobacter* im Neapeler Golf vorkommt, lauten widersprechend. Eingehende, zu verschiedenen Jahreszeiten ausgeführte Untersuchungen wären erwünscht.[2])

An Stellen, wo Schwefelwasserstoff der Modde entsteigt, fehlen natürlich Schwefelbakterien niemals, und zumal an künstlich veränderten Lokalitäten, in Häfen von Städten, in Kriegshäfen, deren Wasser durch Abfälle stark verunreinigt werden, — der Kieler Hafen ist dafür ein gutes Beispiel, — findet sich häufig ein an Schwefelbakterien und anderen Formen reicher Moddegrund, welcher den Bakteriologen in Entzücken versetzen kann, während er umgekehrt von anderen Lebewesen gemieden und von den Fischern als toter Grund bezeichnet wird. Es sei noch kurz erwähnt, daß man in Schelfablagerungen manganhaltige Überzüge beobachtet hat auf Steinen usw. und diese auf Bakterientätigkeit hat zurückführen wollen. Auch hat man eigenartige Phosphatkonkretionen, die man oft in reichlicher Menge findet, auf ein Massensterben unter den Fischen und eine Zersetzung der organischen Substanz derselben, d. h. auf Bakterientätigkeit zurückzuführen gesucht.[3])

Wir kommen nun zu den sog. hemipelagischen Ablagerungen, die sich von etwa 200 m Tiefe nach unten an die litoralen Ablagerungen anschließen; sie bedecken die abfallenden Böschungen der großen Kontinente in den großen Meeren, in kleineren Meeren bedecken sie auch den Meeresgrund. Es handelt sich bei ihnen wesentlich um Lager, die aus verschiedenen Schlickarten bestehen und, um nur einige für das Bakterienleben wichtige chemische Stoffe in ihnen zu nennen, mehr oder minder Kalk führen und mehr oder minder durch die organischen Reste zersetzter Lebewesen gefärbt sind; dunkle Färbung ist auf den Gehalt an Schwefeleisen in erster Linie zurückzuführen. In bakteriologischer Hinsicht sind dieselben noch so gut wie ganz terra incognita, im großen und ganzen wird ihre Bakterienflora ähnlich sein derjenigen der eben geschilderten litoralen Schlicklager. Im Neapeler Golf konnten im Schlamm aus 1100 m Tiefe noch 24 000 Keime aus 1 ccm herausge-

1) Gran, H. H., zit. nach Nathansohn, Abh. d. math. phys. Kl. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1906, Bd. 29, S. 335; Nachtr. Anm. vgl. Issatschenko, B. L., B. C. II. 1908, Bd. 21, S. 430.

2) Nathansohn, A., a. a. O.; Benecke W., Ber. d. d. bot. Ges. 1908, Bd. 25, S. 1.

3) Zit. bei Krümmel, a. a. O.

züchtet werden.[1]) Doch wäre zu untersuchen, ob sich nicht mit zunehmender Tiefe — die hemipelagischen Ablagerungen können bis 4000 m Tiefe gehen — und mit den damit gleichzeitig erfolgenden sehr weitgehenden Veränderungen der Lebensbedingungen, zumal der Temperatur, Qualität organischer Stoffe usw. eine Veränderung der Bakterienflora nachweisen läßt. Wir erwähnten eben schon die dunkle Färbung derartiger Schlickmassen, und man weiß allgemein, daß nach diesen das Schwarze Meer seinen Namen hat, in welchem der Tiefenschlick zur Hälfte aus Schwefeleisen besteht. Unterhalb 230 m, so finden wir für das Schwarze Meer angegeben, findet sich kein Sauerstoff, und hier entfalten neben anderen anaeroben Bakterien, zumal reduzierende Fäulnisbakterien ihre Tätigkeit, während die höheren Schichten, soweit Sauerstoff, wenngleich nur in geringen Quantitäten Zutritt hat, ein Tummelplatz für interessante, oxydierende Schwefelbakterien, die wir zum großen Teil kennen gelernt haben, sind.

Wir werfen noch einen ganz kurzen Blick auf die sog. eupelagischen Ablagerungen, d. h. den roten Tiefseeton und die darauf lagernden biogenen Ablagerungen, welche großenteils aus den in Wasser herabsinkenden Kiesel- und Kalkgehäusen von Planktonwesen bestehen. Zunächst ist zu nennen der Globigerinenschlamm, am schönsten ausgebildet im Atlantischen Ozean und 105 Millionen Quadratkilometer bedeckend. In diesem Globigerinenschlamm hat man zwar wenig organische Substanz gefunden, aber doch einen gewissen Prozentsatz, z. B. eiweißartige Körper, Fette, die offenbar aus den Leibern von Planktonwesen herrühren, und Fäkalien von Planktonwesen. Es dürften sich also auch heterotophe Bakterien eigener Art in jenen Tiefen finden, es ist jedoch nichts darüber bekannt. Ebenso ist fast nichts zu sagen über den Diatomeen- und Pteropodenschlamm, und dasselbe gilt für den Radiolarienschlamm. Nicht ohne Interesse wäre es, zu untersuchen, ob der Kalkgehalt in den erstgenannten biogenen Ablagerungen der Mangel an Kalk in dem zuletzt genannten Radiolarienschlamm — unterhalb 4000 Meter Tiefe fehlt der Kalk in den Tiefseeablagerungen — einen Einfluß auf die Bakteriologie derselben ausübt, vorausgesetzt, daß überhaupt ein eigenartiges Bakterienleben in diesen Tiefen sich wird nachweisen lassen. Endlich noch der eben erwähnte rote Tiefseeton; derselbe führt einige Prozent organischer Substanz und beherbergt eine besondere Tierwelt; Bedingungen für Bakterienleben sind also zweifellos vorhanden. Auch sind reichliche Manganknollen, von denen wir oben gehört haben, daß sie vielfach, allerdings noch ohne zureichenden

1) Russell, H. L., Ztschr. f. Hyg. 1891, Bd. 11, S. 58.

Grund mit Bakterientätigkeit in Zusammenhang gebracht werden, im roten Tiefseeton nachzuweisen. Kein Zweifel, daß es ein besonderes Interesse hätte, in jenen großen Tiefen mit ihrem kalten, an Kohlensäure so reichen Wasser Bakterien nachzuweisen und auf ihre Leistungen zu untersuchen, auf Aerobiose, Anaerobiose und andere Befähigungen zu achten. Man[1]) hat auch darauf hingewiesen, daß man vielleicht in solchen Gegenden Bakterien mit ganz eigenartigem Stoffwechsel, über welchen man sich auf Grund der Kenntnisse der in unserer Umgebung lebenden Bakterien noch keinerlei Vorstellung machen kann, würde nachweisen können.

Heutigen Tages ist nur soviel zu sagen, daß im Atlantischen Ozean von 1525 bis zu 5250 Meter Tiefe am Grund keine Bakterien gefunden werden konnten, die auf Seefischgelatine Kolonien bildeten. Da in der Sargassosee bei 3500 Meter Tiefe die Temperatur nur $2^1/_2$ Grad beträgt, könnten dort unten nur psychrophile oder psychrotolerante Formen zu erwarten sein. Nach solchen wäre aber unter Verwendung der verschiedensten Methoden nach Kräften zu suchen.[2]) Im südlichen Eismeer konnten im Gegensatz dazu aus Bodenwasser von 3—4000 Meter Tiefe fast immer Bakterien herausgezüchtet werden. Im Innern des antarktischen Bodenschlamms aus 4000 Meter Tiefe waren aber Bakterien nicht nachweisbar.[3])

Was die Methodik anlangt, so würde es darauf ankommen, mittels derselben oder ähnlicher Apparate, welche auch der Ozeanograph für seine Zwecke benutzt, Grundproben heraufzuholen unter sorgfältigster Verhütung einer Infektion mit Bakterien aus höheren Wasserschichten oder gar aus der Luft. Es wäre zu bedenken, daß es überhaupt Schwierigkeiten haben könnte, Bakterien aus jenen Tiefen an die Oberfläche mit ihren ganz andersartigen Lebensbedingungen zu bringen, ohne daß sie bei dem Transport geschädigt werden oder absterben. —

Wir wenden uns nunmehr den Bakterien des Planktons zu und bemerken zunächst, daß reines Seewasser alle für Bakterien nötigen Nährstoffe enthält. An Ammoniak ist 0,05 mg pro Liter, an Salpeter und salpetriger Säure 0,47 mg in der gleichen Wassermenge in der Antarktis, 0,1 mg an dem Äquator und im nördlichen Atlantischen Ozean nachzuweisen, außerdem hält Seewasser organische Stickstoffverbindungen in Lösung (vgl. unten). Phosphorsäure ist ferner z. B. im Ostseewasser in einer Menge von 0,14 bis 1,4 mg im Liter gefunden worden.[4]) Der

1) Alfred Fischer. Vorl. üb. Bakt., 2. Aufl., S. 90.
2) Fischer, B., Ergebn. d. Planktonexpedition, Kiel 1894.
3) Gazert, H., Deutsche Revue 1906.
4) Gebbing, J , Internat. Revue d. Hydrogr. u. Hydrob. 1910. Bd. 3, S. 50.

Gehalt an organischen Stoffen wechselt stark, auf hoher See ist er wesentlich durch die Abfallstoffe der Tiere und die aus der Zersetzung von Tier- und Pflanzenleichen herrührenden Stoffen bedingt. — Wie jedermann heutigen Tages weiß, stellen nicht etwa die Pflanzen und Tiere des Benthos, sondern die des Planktons die sog. Urnahrung für höhere Wesen, schließlich für Fische und auch für den Menschen, soweit er von Seetieren lebt. Fast die gesamte Produktionskraft des Meeres ist also abhängig von der Kraft, mit welcher die kleinen Planktonpflanzen, es handelt sich dabei hauptsächlich um Kieselalgen und um Flagellaten, organische Substanz produzieren aus der Kohlensäure, die im Seewasser gelöst ist, mit Hilfe der Energie der Sonnenstrahlen. Die höheren Meeresalgen des Benthos, das lehrt uns schon ein Blick auf die Karte, bilden an den Küsten einen allzu schmalen Gürtel, um als Produzenten organischer Substanz mit den Pflanzen des Planktons, die ein weitaus größeres Areal bevölkern, erfolgreich konkurrieren zu können.

Nach welchen Methoden werden wir nun im Plankton nach Bakterien suchen? Es ist bekannt, daß man die Planktonwesen, um sich ein exaktes Urteil über ihre Häufigkeit und über ihre Verteilung bilden zu können, nach quantitativen Methoden untersucht, indem man auf geeignete Weise die in einem bestimmten Wasservolumen vorhandenen Wesen zählt und ihr Volumen mißt, auch ihre chemische Zusammensetzung untersucht. Neuerdings hat man nachgewiesen, daß man für viele Zwecke einfach so vorgehen kann, daß man eine gegebene kleine Wassermenge schöpft, zentrifugiert und den Bodensatz quantitativ verarbeitet. Ohne uns irgendwie auf Einzelheiten einzulassen, erwähnen wir nur, daß es ganz zweifellos empfehlenswert wäre, einmal den Versuch zu wagen, in besagter Weise kleine Wassermengen unter dem Mikroskop auf Bakterien zu untersuchen und direkt die Menge derselben zahlenmäßig festzustellen und so zu ermitteln, ob ganz bestimmte Formen in bestimmten Gegenden vorkommen, und festzustellen, wie der Bakteriengehalt mit der Tiefe wechselt, mit der Jahreszeit, mit Temperatur, mit der Beleuchtung usw. Anläßlich jener eben genannten Planktonuntersuchungen sind nun auch schon einige bakteriologische Untersuchungen in der Kieler Bucht angestellt worden, indem abgemessene Wasserproben zentrifugiert und im Sedimente nach Bakterien gesucht wurde. Es konnten während des ganzen Jahres Bakterienkolonien nachgewiesen werden, die offenbar einer Art angehören: Kurze, gekrümmte Bakterien von 3 μ Länge sind in einer Gallerte von unregelmäßig kugeliger Gestalt eingebettet. Sie waren im Juni am häufigsten, einmal fanden sich gegen acht Kolonien in 1 ccm.

Mittels vervollkommneter Methoden, Antrocknen und Färben der

Sedimente usw. würde man auf diesem Weg zweifellos weiter kommen. Allerdings dürfte es auf Schwierigkeiten stoßen, Bakterien, die in der Probe gelebt hatten, von solchen, die abgestorben waren, und als Leichen im Plankton schwebten, zu unterscheiden.[1])

Auf diese Weise würde man auch ermitteln können, welche Bakterien des Planktons frei im Wasser leben, welche andererseits mit Vorliebe auf anderen Planktonwesen zu hausen pflegen. Bislang hat man sich aber fast ganz darauf beschränkt, mittels verschiedener Methoden aus Wasserproben verschiedene Formen herauszuzüchten, und die Meeresbakteriologie ist in dieser Beziehung etwa denselben Weg gegangen, den die Bakteriologie überhaupt zurückgelegt hat; man hat zunächst auf gewöhnliche, aerobe, heterotrophe Formen gefahndet, indem man Wasserproben zu Gelatine- oder Agarplatten mit geeigneten Nährstoffen verarbeitet hat. Eine große Rolle spielt Heringsdekoktgelatine oder Agar in diesen Fragen. Daß alle die Bedenken, die wir früher bei Besprechung ähnlicher Methoden in der Bodenbakteriologie ausgeführt haben, hier wiederkehren, daß man auf diese Weise niemals alle, sondern nur einen kleinen Teil, einen unbestimmbaren Prozentsatz der vorhandenen Formen in den Zahlen, welche angegeben werden, wiederfindet, brauchen wir nicht zu betonen. Es soll darin auch kein Vorwurf liegen, denn es mußte mit derartigen Methoden ein Anfang gemacht werden. Später hat man sich dann mehr darauf verlegt, auch mittels elektiver Methoden Formen von besonderem Stoffwechsel, nitrifizierende Bakterien usw. aus dem Meere herauszuzüchten. Hier würde das oben gleichfalls schon ausgesprochene Bedenken in Frage kommen, daß man unter Umständen aus vereinzelten Keimen kräftige Kulturen erzielen kann und die Umsetzungsgröße in solchen elektiven Nährlösungen keinen bestimmten Rückschluß auf die Umsetzung in der Natur erlauben. Daß man sich bei allen solchen Untersuchungen vor einer Infektion der Kulturen nach Möglichkeit hüten muß, ist klar; zumal in Landnähe, wo bis jetzt die meisten Untersuchungen angestellt wurden, kann man die Gefahr einer Infektion des Meerwassers mit Landkeimen kaum vermeiden, und da ist die Gefahr natürlich besonders groß, daß trotz des Salzgehaltes in elektiven Nährlösungen sich Landkeime entwickeln, die mit dem Wind jederzeit vom Land aufs Meer getragen werden und dort unter natürlichen Bedingungen im Kampf ums Dasein bald unterlegen wären. Daß man also bei Untersuchungen von Planktonbakterien die Proben soweit als möglich entfernt vom Land zu entnehmen hat, braucht kaum betont zu werden, außerdem an Stellen, wo das Wasser möglichst tief ist, will man keine Grundbak-

1) Lohmann, H., Wiss. Meeresuntersuch., Kiel 1908, N. F., Bd. 10, S. 129.

terien aus dem Plankton herauszüchten. Gleichwohl ist wegen des Vorhandenseins vertikaler Meeresströmungen diese Gefahr auch bei großer Umsicht wohl stets vorhanden.

Wir werfen zunächst einen Blick auf die heterotrophen Meeresbakterien, nach welchen man im Plankton unter Verwendung von Seefischgelatineplatten oder ähnlichen Nährmedien gesucht hat. Man hat allgemein gefunden, daß in der Nähe des Landes mehr Keime als auf der Hochsee vorhanden sind, und diese Erscheinung leicht und treffend damit erklärt, daß in Landnähe das Seewasser durch Flüsse, durch aufgerührten Meeresgrund usw. reicher an organischen Nährstoffen ist als draußen auf hoher See. Aus gleichem Grunde sind auch die Binnenmeere durchschnittlich keimreicher als die offenen Ozeane. Etwa 5, nach anderen Angaben erst 25 km von der Küste entfernt, macht sich der Küsteneinfluß auf die Keimzahl nicht mehr geltend: wenn die Angaben in diesem Punkt nicht ganz übereinstimmend lauten, so liegt das offenbar daran, daß die Art und Weise der Küstenbildung, ihr steilerer oder weniger steiler Abfluß mit von Einfluß ist. Im allgemeinen darf das Meerwasser als bakterienarm gelten. In Ost- und Nordsee erwuchsen aus 1 ccm Wasser in knapp der Hälfte der untersuchten Proben mehr als 250 Keime zu Kolonien. 1 ccm Wasser aus dem offenen Ozean führte nur in etwa 30 % der Fälle mehr als 250. Von Einfluß auf den Bakteriengehalt ist natürlich auch die Tiefe, aus welcher man das Wasser schöpft. Nach Untersuchungen, die auf der Planktonexpedition angestellt wurden[1]) sinkt der Gehalt von 200 m Tiefe abwärts sehr deutlich. Bei 400 m Tiefe sind im Mittel noch etwas mehr als 100 Keime in 1 ccm nachweisbar. Aber auch aus einer Tiefe von 1100 m kann man noch Keime einfangen. In den allerobersten Wasserschichten treten sie an Zahl zurück, was offenbar auf einem schädlichen Einfluß des Lichtes beruht. Im Juli, d. h. dem Monat, in welchem die Sonnenstrahlung am lebhaftesten ist, war auch der Keimgehalt des Oberflächenwassers am niedrigsten. Aus gleichem Grunde war er abends niedriger als morgens. Die angeführten Zahlen beziehen sich auf den Atlantischen Ozean. Bei der Verteilung der Bakterien wurde auch auf den Einfluß von Meeresströmungen geachtet, ein besonders hoher Gehalt zeigte sich nicht selten an der Grenze zwischen zwei Strömungsgebieten, ferner auch da, wo sogenannte Stromkabbelungen zu beobachten sind, deren Vorkommen auf aufsteigende Strömungen zurückgeführt wird. Es wurde das gedeutet mit dem größeren Bakterienreichtum tieferer Schichten; möglicherweise hängt dieser auch mit dem größeren Nährstoffgehalt tiefer Schichten zu-

1) Fischer, B., Erg. d. Planktonexpedition 1894, IV. Ref. in K. J.

sammen.[1]) Da im übrigen die Bedingungen für das Bakterienleben im Ozean je nach Ort, Zeit usw. sehr wechselnde sind, darf man sich nicht wundern zu hören, daß auf anderen Seereisen zum Teil etwas abweichende Resultate gefunden wurden. Auf einer Fahrt, welche von den kanarischen Inseln nach Pernambuko den Ozean überquerte, konnte man[2]) unter Verwendung von Heringsdekoktagar im Maximum 120, im Mittel nur 60 Keime in 1 ccm Seewasser nachweisen. Was die vertikale Verbreitung angeht, so zeigte sich auch hier, daß die Keime nicht in den obersten Wasserschichten, sondern etwas darunter am reichlichsten vorkommen, z. B. bei 4—50 m Tiefe. Jenseits 50 m sank die Zahl wieder, und bei 200 m waren sie schon beinahe ganz verschwunden. Es dürfte also die wechselnde Qualität des Seewassers, zumal der Nährstoffreichtum, die vertikale Verbreitung stark beeinflussen. Man wird sich vorstellen dürfen, daß diese Bakterien von Exkrementen und Leichen der Planktontiere und Pflanzen leben, welche dauernd im Seewasser langsam herabsinken, und bei diesem langsamen Sinken ist es begreiflich, daß schon in relativ geringer Tiefe viel organische Stoffe zersetzt und mineralisiert sind, weshalb saprophytische Bakterien meistens zurücktreten. Kompaktere Massen, Fäkalballen, ferner Leichen größerer Tiere, z. B. des Nektons, sinken weit schneller, gelangen ja auch zum Teil auf den Grund und werden erst da vollkommen zersetzt. Daß sich in solchen Fällen auch weit unter der Oberfläche lokale explosionsartige Vermehrung von Fäulnisbakterien einstellt, welche nach getaner Arbeit sich der Beobachtung wieder entziehen, ist ohne weiteres klar. Einige Zahlen, die aus dem Golf von Neapel vorliegen, deuten übrigens darauf hin, daß hier die Dichte der Bakterien von der Tiefe einigermaßen unabhängig ist. — Was nun die Arten angeht, welche man auf die geschilderte Art und Weise im Meere gefunden hat, so ist die Anzahl derselben besonders auf hoher See gering. Man findet die Angabe, daß kugel- und stäbchenförmige Zellen an Zahl zurücktreten gegenüber schraubenförmigen, und daß dieselben, auch die erstgenannten jedenfalls der großen Mehrzahl nach beweglich sind. Das hat ein Interesse für uns, weil wir daraus entnehmen dürfen, daß die fraglichen Arten frei im Seewasser treiben und nicht andern Planktonwesen aufsitzen. Von Interesse ist auch die Angabe, daß Reinkulturen derselben sich in sterilisiertem Nordseewasser ohne weitere Zugabe von Nährstoffen vermehren können, ein sicheres Zeichen dafür, daß die sehr verdünnte Nährlösung, welche das Meerwasser vorstellt, ihren Bedürfnissen genügt. Von bekannteren Arten hat man unter den stäbchen-

1) Nathansohn, A., Abh. sächs. Ges. d. Wiss., math.-nat. Kl., 1906, Bd. 29, S. 359.

2) Neumann, R. O., u. Otto, M., B. C. II, 1904, Bd. 13, S. 481.

förmigen Spaltpilzen z. B. *Bacterium fluorescens, coli, vulgare* oder doch nahe Verwandte derselben gefunden.

Mit besonderem Eifer hat sich nun das Studium der Planktonbakterien auch auf Formen mit besonderen chemischen Befähigungen geworfen. So hat man z. B. im Plankton der Ostsee chitinzerlegende Bakterien angetroffen, die offenbar von den Gerüstsubstanzen der kleinen Planktonkrebse usw. zehren. Auch agarlösende Bakterien würde man zweifellos im Plankton nachweisen können, wenngleich der eigentliche Standort derselben der Meeresgrund mit seinen Algen sein dürfte. Besonders intensiv ist nun aber im Seewasser nach solchen Bakterien gesucht worden, die das Rad des Stickstoffkreislaufs drehen, und da hat man vor allem Bakterien mit Denitrifikationsvermögen stets und reichlich angetroffen. Teilweise kann man im freien Wasser auch jene Formen, die wir als Schlickbewohner oben kennen gelernt haben (*Bacterium actinopelte* und *lobatum*) nachweisen, jedenfalls im landnahen Ostseewasser. Noch interessanter[1]) sind einige denitrifizierende Bakterien des Meeres, welche weniger anspruchsvoll sind und auf nährstoffreichen Lösungen nicht gut gedeihen, so z. B. *Bacterium Hensenii*, welches Zucker nicht in seinen Nährlösungen liebt, sondern organische Säuren vorzieht. Diese Form reduziert Nitrate und Nitrite unter Bildung von gasförmigem Stickstoff (Stickoxyd, Stickoxydul?). Zwei andere Formen, welche ebenfalls im Seewasser an der holländischen Küste gefunden wurden, *Bacterium triviale* und *repens*, bilden Ammoniak bei der Zerlegung der Nitrate (vgl. S. 404). Einige Versuche ergaben, daß diese Formen 4 g einer Kohlenstoffquelle, z. B. Mannit, benötigen, um 1 g Nitrat zu zerlegen. In der Nähe der Küste dürfte ihnen zweifellos genügende organische Nahrung zu diesem Zweck zur Verfügung stehen. Es ließ sich noch nachweisen, daß *Bacterium Hensenii* ein Meeresbakterium ist, welches salzfreie Nährböden nur sehr langsam ausnutzen kann, während umgekehrt denitrifizierende Bakterien aus Gartenboden, sowohl in Süßwasser als in Salzwassernährlösungen denitrifizieren konnten, immerhin durch den Salzgehalt so stark gehemmt wurden, daß sie im Meer zweifellos bald im Kampf ums Dasein unterliegen, falls sie durch Flüsse, Luftströmungen usw. dorthin geführt werden sollten. Auch im freien Atlantischen und Indischen Ozean konnten denitrifizierende Arten nachgewiesen werden.[2])

Man hat ferner im Plankton nach nitrifizierenden Bakterien gesucht, solche aber bis jetzt nicht nachweisen können[3]), sei es nun, weil

1) Gran, H. H., Berg. Mus. Aarbog 1901, Nr. 10.
2) Gazert, H., Deutsche Revue, Mai 1906.
3) Gazert, H., Verh., d. 15. Geographentags, Danzig 1905, S. 29.

sie wirklich fehlen, sei es, weil man noch nicht die richtigen Methoden angewendet hat.

Endlich hat man nach stickstoffbindenden Planktonbakterien gesucht und solche auch gefunden, z. B. *Azotobacter* in der Ostsee.[1]) Ob auch außerhalb von Binnenmeeren Stickstoffbinder im Plankton der Hochsee leben, ist noch unbekannt.

Die Frage, ob von den bisher genannten Meeresbakterien echte Nekton-Bakterien (S. 598) abgegrenzt werden können, wollen wir hier wegen des Mangels der nötigen Grundlagen nicht diskutieren. — Wir haben soeben die wesentlichsten Befunde über Meeresbakterien registriert und gesehen, daß auf dem Gebiet der Meeresbakteriologie zwar viel gearbeitet ist, aber noch viel zu tun übrig bleibt. Da über die Rolle derjenigen Bakterien, die am Kreislauf des Stickstoffs mitbeteiligt sind, besonders viel diskutiert worden ist, soll kurz nochmals im Zusammenhang dargestellt werden, was wir darüber wissen. Allgemein anerkannt und vielfach nachgewiesen ist das Vorkommen gewöhnlicher Fäulnisbakterien, die Eiweiß und andere ähnliche Stoffe abbauen, wobei der Stickstoff als Ammoniak, bzw. Ammoniumsalz frei wird. Doch schon die Frage, ob im Meerwasser der bakterielle Abbau von Eiweißkörpern der Tiere und Pflanzen des Meeres in ganz demselben Maß wie etwa im Erdboden zur Ammonbildung führt, ob nicht vielmehr lösliche organische Stickstoffverbindungen, ehe sie ammonisiert werden, im weitesten Umfang alsbald wieder dem aufbauenden Stoffwechsel der Meeresorganismen dienen, ist noch zweifelhaft. Viele Forscher nehmen an, daß die Pflanzen des Meeres nicht nur, sondern auch Meerestiere organische Stickstoffverbindungen resorbieren und assimilieren; solche hat man tatsächlich auch im Meerwasser nachgewiesen.[2]) Es würde uns zu weit führen, diese Frage hier eingehend zu erörtern; daß Ammonium bei Fäulnisvorgängen auch im Meer reichlich entsteht, ist sicher. Inwieweit Bakterien des Meeres dieses oder andere anorganische Stickstoffverbindungen zu assimilieren vermögen, ein Vorgang, der, wie wir uns erinnern, auf dem Ackerboden von praktischer Bedeutung ist, da durch ihn Stickstoff festgelegt, d. h. den Kulturgewächsen entzogen werden kann, ist noch nie systematisch untersucht worden.

Besonders umstritten ist aber die schwierige Frage nach den weiteren Stickstoffumsetzungen, wie sie auf der Feste durch nitrifizierende, denitrifizierende und stickstoffbindende Bakterien unterhalten werden. Wie schwierig die Frage sein muß, erhellt schon daraus, daß die einen Forscher die Tendenz haben, nach bakteriellen Stoffwechselvorgängen

1) Benecke, W., u. Keutner, J., Ber. d. d. bot. Ges. 1903, Bd. 21, S. 333.
2) Vgl. z. B. Nathansohn, A., Internat. Revue der Hydrobiologie, 1908, S. 36.

zu suchen, welche die Konzentration der Stickstoffverbindungen im Meer erhöhen, um das Gedeihen der Meerespflanzen verständlich zu machen, während umgekehrt andere[2]) nach Vorgängen suchen, welche es erklären, daß nicht im Lauf der Zeit eine den Pflanzen schädliche Überladung der See mit Stickstoffverbindungen eintritt, allerdings dann auch zu dem Ergebnis kommen, daß derartige Vorgänge in solchen Umfang stattfinden können, daß wiederum eine Verarmung an Stickstoffverbindungen eintritt.

Bedenkt man, daß mit Flüssen und Niederschlägen reichlich Stickstoffverbindungen anorganischer Art dem Meer dauernd zuströmen, so kann man unbedingt an die Gefahr einer schädlichen Bereicherung des Meerwassers an solchen denken. Nun nehmen die einen Forscher[1]) an, daß diese Stickstoffverbindungen, soweit es sich um Ammon handelt, als kohlensaures Ammon aus dem schwach alkalischen Meerwasser dauernd verdampfen, um vom Festlandboden absorbiert zu werden, soweit es sich aber um Nitrit oder Nitrat handelt, sollen sie von den Meeresalgen gespeichert, zum Aufbau verwendet, d h. in Eiweiß überführt werden, um nach dem Tode der Algen in Form von Ammon wieder frei zu werden und dann ebenfalls durch Verdampfung sich zu verflüchtigen. Denitrifikation soll nach dieser Anschauung im Meer keine Rolle spielen, die im Meer nachgewiesenen Denitrifikationsbakterien sollen leben, ohne zu denitrifizieren; ebensowenig wird Nitrifikation im Meer zugegeben. Von anderer Seite[2]) wird die Bedeutung jenes Destilliervorgangs von Ammoniak aus der See aufs Land bestritten, folgerichtig gesucht nach andern Vorgängen, durch welche überschüssige Stickstoffverbindungen aus der See eliminiert werden, und solche gefunden in der Denitrifikation, durch welche das im Meer durch Nitrifikation aus Ammoniak gebildete oder mit Flüssen oder Gewitterregen ins Meer von außen beförderte Nitrit und Nitrat vergast wird.

Eine Entscheidung dieser Frage wird erst möglich sein, wenn festgestellt sein wird, ob auf der Hochsee Nitrifikation stattfindet oder nicht. Man könnte geneigt sein, das für unwahrscheinlich zu halten und auch jenen in Küstennähe am Grunde gefundenen Nitrifikationsbakterien keine wesentliche Rolle zuzuschreiben, nämlich glauben, sie seien bloß vom Land her eingeschwemmt, um ein kümmerliches Dasein zu fristen, und zwar aus der Erfahrung heraus, daß submerse Standorte und wasserreicher Boden diesen Formen überhaupt wenig zusagen; immerhin ist vorsichtige Behandlung dieser Frage geboten, da Erfahrungen vorliegen, daß Nitrifikationsbakterien in dieser Be-

1) Al. Nathansohn. 2) Karl Brandt.

ziehung anpassungsfähig sein könnten. Wir wollen jedenfalls die Frage offen lassen, ein wie großer Prozentsatz der in der See nachgewiesenen Nitrite und Nitrate der Tätigkeit von Meeresnitrobakterien entstammt und wieviel aus den Flüssen und Niederschlägen von außen zugeführt wird. — Was die Denitrifikation im Meer angeht, so wird man sich der Einsicht nicht verschließen können, daß die Durchlüftungsverhältnisse im Meer für diesen Prozeß recht zuträglich sind; und wenn wir bedenken, daß zwar in einer Tasse Seewasser nur wenig organische Stoffe, sowie Nitrate und Nitrite, d. h. Stoffe, an welche die Denitrifikation gebunden ist, vorkommen, daß aber das Meer doch eine recht „große Tasse" ist, so werden wir wohl entschieden der Ansicht zuneigen, daß beträchtliche Mengen von Nitrit und Nitrat, sei es, daß sie im Meer gebildet sei es, daß sie durch Flüsse oder Niederschläge zugeführt werden, durch denitrifizierende Meeresbakterien vergast werden.[1]) — Bakterielle Stickstoffbindung im Meer würde das eben Gesagte nicht wesentlich komplizieren. Der durch diesen Vorgang gebildete Eiweißstickstoff würde nach dem Tode der Stickstoffbinder oder der von ihnen lebenden anderen Wesen wieder ins Meerwasser treten, in Ammonstickstoff übergehen, und dann, sei es durch Destillation, sei es nach erfolgter Nitrifikation durch Denitrifikation verschwinden, soweit er nicht im Meer wieder dem Aufbau lebender Zellen dient. Die Hypothese, die eine Versorgung großer Meeresalgen durch stickstoffbindende Meeresbakterien annimmt (S. 602), rechnet ja nicht damit, daß im ganzen Meer zu wenig gebundener Stickstoff vorhanden sei, sondern nur damit, daß seine Konzentration in nächster Nähe der betreffenden Algen vielleicht nicht hinreichend sei, um das schnelle Wachstum derselben zu ermöglichen.

Wir kommen damit zum Schluß, daß Denitrifikation im Meer wohl keine ganz unbedeutende Rolle spielt, daß auch Nitrifikation und Stickstoffbindung im Meer stattfindet, daß aber vorläufig die nötigen Grundlagen fehlen, um Ausmaß und Bedeutung der beiden letztgenannten Vorgänge abschätzen zu können. Hoffen wir, daß es der Meeresbakteriologie durch energische Weiterarbeit gegeben werden möge, in nicht allzu ferner Zeit ein etwas befriedigenderes und vollständigeres Bild vom Leben der Bakterien im Meere zu zeichnen, als es heute möglich ist. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Meeresbakteriologie auch noch viele morphologische Probleme in sich schließt; es leben im Meer eine große Anzahl von Spaltpilzformen, die für das Studium der Zellkernfrage und anderer, auch entwicklungsgeschichtlicher Studien offenbar gute Objekte abgeben

1) Nachtr. Anm. Issatschenko, B., u. Rostowzew, S., Bull. jardin bot. imp. St. Petersb. 1911, Bd. 11, S. 91 (Denitrifikation im Schwarzen Meer).

würden. — Die Erscheinung, daß die Gruppe der Eisenbakterien im Meer fehlt, ist eines der vielen noch ungeklärten Probleme der Meeresbakteriologie.

* * *

Wir versuchen jetzt noch, uns einen Überblick zu verschaffen über die Frage, inwieweit Bakterien den lebenden Körper anderer Organismen sich zum Standort ausersehen. Nach dem Ort, an dem sich solche Bakterien ansiedeln können, unterscheiden wir solche, die sich auf der äußeren Körperfläche ansiedeln, von andern, die im Gegensatz dazu im Innern anderer Lebewesen hausen.

Zunächst die ersteren: Solchen sind wir schon vorhin bei der Besprechung der Meeresbakteriologie begegnet, vor allem den Fadenbakterien, die ihr Quartier auf Algen aufschlagen, oder zooglöabildenden Formen, die auf Fischen usw. leben. Im allgemeinen können Bakterien sich in erster Linie auf Wasserpflanzen oder Wassertieren kräftig entwickeln, da bei Landpflanzen, wenigstens soweit sie in die Luft ragen, und Landtieren die äußere Oberfläche im allgemeinen zu trocken ist. Zwar schleppen höhere Wesen eine Unmasse von Bakterien auf ihrer Haut mit sich herum; meistens handelt es sich aber dabei nur um ruhende Formen, die höchstens unter abnormen Bedingungen zum Leben und zur kräftigen Vermehrung sich anschicken. An sehr feuchten Standorten, z. B. im tropischen Regenwald könnte man geneigt sein, nach epiphytischen Bakterien auf Blättern von Bäumen zu suchen. Genaueres darüber ist nicht bekannt, vielmehr bilden dort in erster Linie höhere Pilze, Flechten, auch Algen, eine epiphytische Flora. Immerhin müssen wir doch einen Fall von Bakterien-Epiphytismus auf höheren Pflanzen, über den einige Mitteilungen vorliegen, kurz besprechen, obwohl die Bedeutung desselben noch nicht geklärt erscheint.[1]) Auf Früchten und Samen höherer Pflanzen finden sich Bakterien vor, die nicht als zufällige Verunreinigung betrachtet werden, sondern eine charakteristische, stets wiederkehrende Bakterienvergesellschaftung vorstellen sollen, die also nicht etwa aus herabgefallenen Luftkeimen besteht. Sie vermehren sich beim Auskeimen der Samen lebhaft, wie man durch Aussaat in sterile Keimbetten festgestellt hat, sind dann auch an den oberirdischen Teilen der Keimlinge und Pflanzen stets anzutreffen und haften ihnen da mittels Schleim an, der ihnen auch einen Schutz gegen ungünstige Witterungsverhältnisse, zumal gegen

1) Burri, R., B. C. II, 1903, Bd 10, S. 756. Düggeli, M., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 602. Beyerinck, M. W., u. Rant, A., B. C. II, 1906, Bd. 15, S. 966.

Trockenheit verleiht. Von der Wurzeloberfläche der Keimlinge schwärmen die betr. Bakterien in großer Zahl ins Erdreich aus, so die jeweilige Bodenflora zum Teil verdrängend. Umgekehrt sollen sich Bakterien, die aus dem Boden stammen, nur vereinzelt auf den Pflanzen festsetzen. Als derartige Epiphyten hat man hauptsächlich folgende Arten gefunden: einmal das uns schon gut bekannte *Bact. (Pseudomonas) fluorescens.* Es unterscheidet sich von der typischen Form dadurch, daß es massenhaft Schleim bildet, eine Eigenschaft, die nach längerer Zucht auf künstlichen Substraten verschwindet. Sodann eine zweite, die wichtigste auf der Pflanzenoberfläche oft fast in Reinkultur befindliche Art, *Bact. herbicola aureum*, eine unter Bildung eines schön goldgelben Farbstoffs wachsende, häufig charakteristische, wurstförmige Zooglöen bildende Art (auch *Bact. anglomerans* genannt). Überträgt man solche Zooglöen in Wasser, so „schmelzen sie von außen ab, indem die Stäbchen durch Auflösen des Schleims freiwerden und sich lebhaft schwänzelnd entfernen.“ Beobachtet man ältere Zooglöen mit äußerlich verhärtetem Schleim, die in Wasser liegen, so beginnen zuerst die Stäbchen im Innern sich zu bewegen, bald bricht „ein heller Aufruhr“ los, endlich reißen die äußersten Schleimschichten an einer Stelle, und die Stäbchen werden aus dem Innern frei. Schließlich lösen sich auch die peripher gelagerten Stäbchen los. Endlich ist als Epiphyt zu erwähnen *Bact. putidum.* —

Die eben referierten Angaben sind, wenn sie zutreffen, deshalb von Bedeutung, weil sie zeigen, daß höhere Pflanzen die Bodenflora wesentlich beeinflussen können. Ob dadurch auch das Wachstum der Pflanzen beeinflußt wird, wäre noch zu untersuchen. Es wird angegeben, daß z. B. auf dem Klee pro Gramm Pflanzensubstanz 30 Millionen Keime anzutreffen seien. Der Keimgehalt soll bei trockenem Wetter nicht wesentlich abnehmen, die Vermehrung kann gleichwohl, jedenfalls auf den oberirdischen Teilen, nur bei sehr feuchter Witterung oder an sehr feuchten Standorten vor sich gehen. Günstige Standorte finden solche Epiphyten an den schleimigen Wurzeloberflächen, und jeder, der Wasserkulturen höherer Pflanzen angesetzt hat, weiß, daß an den sich abschülfernden, verschleimenden Zellen der Wurzelhaube viele Bakterien sich entwickeln. Neuerdings werden gelbrote, seltener rote Zooglöen solcher Arten *(Bacterium herbicola, Bacterium fluorescens)* beschrieben, die sich an Gerstenwurzeln ansiedeln und deren Wachstum behindern.[1]) Im übrigen schaden solche Epiphyten, wenn sie sich nicht allzu kräftig entwickeln, den Pflanzen nicht. Höchstens sind Fälle denkbar, in denen,

1) Zikes, H., Sitzb. Ak. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl. 7, I. 1910.

sie, falls ihr Träger unter Bedingungen gelangt, die ihm ungünstig sind, oder falls er sich Verwundungen zuzieht, eindringen und sich in schädliche Schmarotzer verwandeln. Meistens aber beanspruchen die fraglichen Bakterien von ihren Trägern nichts als den Wohnort, allenfalls auch abgestoßene, tote Zellen als Nahrung, und haben häufig davon ihren Vorteil. Festgewachsene Bakterien werden von Strömungen nicht an ungünstige Orte verschleppt. Falls es sich um sauerstoffliebende Arten handelt, können diejenigen, die sich auf Algen oder anderen Wasserpflanzen festsetzen, von dem Sauerstoff, den jene Pflanzen im Licht ausscheiden, Vorteile haben. Vielleicht zehren sie auch von dem Schleim, der die Oberfläche von Algen überzieht, ohne diesen wesentlichen Schaden zuzufügen. Bakterien, die sich außen auf Fischen festsetzen, werden auf diese Weise verbreitet und nützen so der Erhaltung ihrer Art, weitere Beispiele kann sich jeder leicht ausmalen. Bakterien, welche obligaterweise auf anderen Lebewesen sitzen, gibt es nicht; Arten, die meistens auf Algen sich anheften, wird man ebensogut sich auf Muschelschalen, Pfählen usw. ansiedeln sehen, wenn an solchen Stellen der Reinheitsgrad des Wassers und die sonstigen Bedingungen ihnen zusagen.

* * *

Wichtiger sind die im Innern anderer Wesen hausenden Bakterien. Wir werfen zuerst einen Blick auf Endophyten, d. h. solche, die im Innern von Pflanzen zu hausen pflegen, sei es innerhalb der Zellen oder zwischen den Zellen.

Den Übergang zwischen endo- und epiphytischen Bakterien bildet *Sarcinastrum Urosporae*, dem wir schon im Kap. VII begegnet sind; dieser Spaltpilz wächst auf der grünen Meeresalge *Urospora mirabilis;* er löst die die Zellhaut der Alge überziehende Cuticula auf und nistet sich in den äußeren Zellhautschichten koloniebildend ein. Die befallene Zelle wird zu abnorm gesteigertem Wachstum angeregt, bildet eine kleine Galle, wie wir sie gleich noch in typischerer Ausbildung antreffen werden, und geht endlich zugrunde: es handelt sich hier also im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Fällen um echten Parasitismus, der mit dem Tod der Wirtszelle endigt.[1])

Wir kommen nun zu typischen Endophyten. Da ist zuerst daran zu erinnern, daß auch solche in nicht seltenen Fällen eigenartige Gestaltsveränderungen an den von ihnen befallenen Pflanzenteilen auslösen, geschwulstartige Bildungen oder Gallen. Am bekanntesten sind hier die Bak-

1) Lagerheim, G. v., Ref. Bot. Ctb. 1901, Bd. 85, S. 280.

teriengallen der Leguminosenwurzeln, die wir früher schon eingehend besprochen haben, und an die sich die gleichen Bildungen an den Wurzeln der Ölweiden usw. anreihen (S. 521). Während man über die Bedeutung dieser Gallen wenigstens in großen Zügen orientiert ist, wissen wir nichts über die Bedeutung einiger anderer analoger Bildungen. Schon längere Zeit ist bekannt, daß an bestimmten Meeresalgen, z. B. Rotalgen, kleine zunächst rundliche, später höckerige Anschwellungen sich zeigen. Mikroskopische Schnitte belehren uns [1]) darüber, daß innerhalb dieser Anschwellungen massenhafte Bakterien von ovaler Gestalt hausen, und zwar stets interzellular, nicht, wie die Knöllchenbakterien der Leguminosen im Innern der Zellen. Der Verband der Algenzellen, die offenbar durch einen seitens der Bakterien ausgeübten Reiz zu dem anomalen, das Knöllchen bedingenden Wachstum angeregt werden, ist zuerst ziemlich fest, später lockert er sich, und die Bakterien gelangen ins Meerwasser hinaus, um neue Algen zu befallen. Welche Bedeutung dies Zusammenleben hat, weiß man nicht, vielleicht ist es ein Parasitismus der Bakterien, die von den Mittellamellen der Algenzellwände zehren. Untersuchungen über etwaige besondere Befähigungen der Bakterien — am nächsten läge es natürlich, an Stickstoffbindung zu denken — wären erwünscht. Sichtlichen Schaden erleiden die Algen seitens dieser Bakterien im allgemeinen nicht. Solcher Bakteriengallen gibt es nun noch eine ganze Anzahl, ohne daß man über ihre Bedeutung etwas aussagen könnte. So hat man Bakterienknöllchen an den Wurzeln des Topinambur entdeckt,[2]) viel untersucht sind Bakteriengallen an oberirdischen Teilen des Ölbaums,[3]) desgl. an den Zweigen verschiedener Kieferarten, am Oleander hat man Bakteriengallen gefunden und auch nach Verwundung der Pflanze durch künstliche Infektion hervorrufen können.[4])

Bakteriengallen wurden ferner an den Blättern von Rubiaceen (Krappgewächsen) entdeckt, sodann an den gleichen Organen der tropischen, ostasiatischen Myrsinacee *Ardisia crispata*. Seit etwa 30 Jahren kennt man an den Blättern dieses Strauches kleine Knoten von $^1/_2$ mm Durchmesser, die „in regelmäßigen Abständen in einiger Entfernung vom Blattrand" sichtbar sind. Man hielt sie früher für Eiweißdrüsen, weiß aber heute, daß es Bakteriengallen sind, in denen die Bakterien interzellular vorkommen. „Schon im Samen zwischen Nährgewebe und Keimling, zunächst in spärlichen, dann bei der Reifung des Samens in

1) Schmitz, H., Bot. Ztg. 1892, Bd. 50, S. 624.

2) Vöchting, H., Sitzb. d. Berliner Ak. d. Wiss. 1894, Bd. 34, S. 1.

3) Petri, L., B. C. II, 1907, Bd. 19, S. 531.

4) Tubeuf, C. v., Ref. in Ztschr. f. Bot. 1912, Bd. 4, S. 250. Vgl. im übrigen Küster, E., Die Gallen der Pflanzen, Leipzig 1911.

größeren Mengen vorhanden, gehen die Bakterien bei der Keimung auf den Vegetationspunkt der Pflanze über und wachsen hier mit ihm sowohl als auch mit seinen Verzweigungen fort. Sie treten in die jungen Blattanlagen durch auffallend früh gebildete Spaltöffnungen ein, gelangen in eine von Sekret erfüllte Lakune und werden durch Wachstumsvorgänge samt dieser in die Tiefe in ein eigenartiges Gewebe verlagert, während die Spaltöffnungen verschlossen werden. Hier vermehren sie sich und füllen die zwischen den Zellen entstehenden Interzellularen in dichten Massen aus. Das ganze Gebilde tritt als Bakterienknoten in die Erscheinung. Gehen Vegetationspunkte zur Blütenbildung über, so werden die Bakterien in die Fruchtknotenhöhlung eingeschlossen, von wo sie auf einem vorläufig unbekannten Weg in den Embryosack gelangen. Damit ist der Kreislauf geschlossen.“ Das Eigenartige an diesem Zusammenleben ist also, daß es eine hereditäre Symbiose ist, und daß die Bakterien dauernd innerhalb der Pflanze leben, daß nicht, wie es z. B. bei den Leguminosenknöllchen der Fall ist, die Keimpflanzen zunächst bakterienfrei sind und von außen immer wieder infiziert werden. Die Bakterien selbst, *Bact. foliicola*, sind lange, dünne, unbewegliche, sporenfreie, gelegentlich mehr oder minder gebogene Stäbchen, die gruppenweise in Schleim eingeschlossen sind, solange sie am Vegetationspunkt und im Samen liegen. In den jungen Knoten sind die Bakterien von dickerer, gedrungener, bohnenförmiger Zellform, vermehren sich lebhafter, schwellen keulenförmig an, verzweigen sich. In alten Knoten ist „körniger Zerfall“ der Bakterien zu beobachten. Der Inhalt der Bakterien, die im Knoten hausen, ist vakuolig, Jodzusatz läßt braune Körnchen erkennen, die vielleicht aus Glykogen bestehen. — Die Reinzucht des *Bact. foliicola* ist noch nicht gelungen, und so unterläßt es der Forscher [1]), dessen Darstellung wir soeben folgten, anerkennenswerterweise, naheliegende und billige Vermutungen über den Sinn dieses interessanten Konsortiums auszusprechen.

Während in den eben besprochenen Fällen die endophytischen Bakterien einen Gestaltungsreiz auf die Gewebe der höheren Pflanze ausüben, leben andere endophytische Bakterien im Innern von Organen höherer Gewächse, ohne diese in ihrer Gestaltungstätigkeit zu beeinflussen, indem sie in einer im allgemeinen noch nicht genügend bekannten Weise für ihre Ernährung von Bedeutung sind. Die im malayischen Archipel heimische, epiphytische Ameisenpflanze *Myrmecodia* [2]) besitzt eine von Höhlungen durchzogene Stammknolle. Diese Höhlungen

1) Miehe, H., Abh. sächs. Ges. d. Wiss., math. phys. Kl. 1911, Bd. 32, S. 399.
2) Miehe, H., ebenda, S. 312.

sind von Ameisen besiedelt, haben streckenweise glatte, streckenweise warzige, mit Absorptionsorganen versehene Wandungen, und die Ameisen setzen ihre Exkremente, die der Pflanze als Nahrung dienen und von den genannten warzigen Organen resorbiert werden, ausschließlich in den Höhlungen mit warziger Wand ab. Ob nun die Aufnahme der Exkremente nach mehr oder minder weitgehender Mineralisierung ihrer organischen Bestandteile erfolgt, ist unbekannt, nachgewiesen ist aber das Vorkommen nitrifizierender Bakterien an diesen Stellen, so daß die Pflanze jedenfalls auf diese Weise einen Zuschuß an Nitraten bezieht — vielleicht neben organischen Stickstoffverbindungen. Wir erwähnen diesen Fall hier, um zu zeigen, daß die genauere Erforschung der noch viel umstrittenen Nahrungsaufnahme solcher Gewächse von bakteriologischen Untersuchungen nicht absehen kann. — Es war ferner früher die Meinung aufgekommen, daß die insektenfressenden Pflanzen die von ihnen gefangenen Tierleichen nicht selbst auflösen, sondern daß dies das Werk von Fäulnisbakterien sei, die in den Kannen oder sonstigen Fangorganen hausten. Wenn das der Fall wäre, so hätten wir hier einen weiteren wichtigen Fall endophytischen Bakterienlebens, doch hat sich diese Behauptung in allen genauer untersuchten Fällen als haltlos erwiesen, die Pflanzen wirken jedenfalls hauptsächlich durch selbst produzierte Enzyme, die vielleicht manchmal durch autolytische Vorgänge in den Tierleichen unterstützt werden. Selbst in den Fällen, in denen man beobachten kann, daß die gefangenen Insekten längere Zeit in den Fallen lebendig bleiben und in denen man annimmt, daß die Pflanze eine Zeitlang von den Exkrementen zehrt, ehe das Tier abstirbt und selbst als Nahrung dient, dürften wohl Bakterien beim Zersetzen der Exkremente keine besondere Rolle spielen, da sich gezeigt hat, daß die Flüssigkeit in den Kannen und Blasen vielfach bakterientötende Wirkung hat, u. a. bei den Wasserhelmgewächsen (*Utricularia*). Immerhin wäre eine genauere Untersuchung geboten, da die Frage noch nicht ganz geklärt ist.

Wir kommen nun zu den durch Bakterieninfektion bewirkten Krankheiten der höheren Pflanzen, den Bakteriosen im engeren Sinne. Man hat den Bakteriosen der Pflanzen lange Zeit großes Mißtrauen entgegengebracht und es läßt sich auch gar nicht leugnen, daß nicht Bakterien, sondern die mit Spitzenwachstum begabten Schimmelpilze weitaus geeignetere Organismen sind, um eine Pflanze anzufallen, in sie einzudringen und ihren ganzen Körper zu durchwuchern und endlich zu töten.[1]) Bakterien fehlt dies ausgeprägte Wandervermögen, und der Transpirations-

1) Alfr. Fischer.

strom, der in den Gefäßen der Pflanzen fließt, kann dafür nur schwachen Ersatz bieten, schon deshalb, weil er Bakterien immer nur in der Richtung, in der er fließt, von unten nach oben, auf eine gewisse Strecke mit sich reißen kann. Es kommt noch hinzu, daß anders als bei tierischen Wesen, bei welchen die innere Körperoberfläche große Nahrungsmengen für den Parasiten führt, bei Pflanzen die Zwischenzellräume nur feuchte Luft und höchstens Spuren von Nährstoffen enthalten. Ein Vorteil für Bakterien, die Pflanzenkrankheiten bewirken, liegt allerdings gegenüber solchen, die Warmblüter angreifen, darin, daß sie nicht an höhere Temperaturen angepaßt zu sein brauchen, somit stets in der Umgebung der Pflanzen als Saprophyten leben können, bis zufällige Umstände, die zum großen Teil noch nicht genügend erforscht sind, ihnen erlaubt, von der saprophytischen Lebensweise in nächster Nähe, ev. auf der Oberfläche der Pflanzen, zur parasitischen überzugehen.

Welche Bakterienerkrankungen der Pflanzen darf man nun als „gut beglaubigt" betrachten? Man muß zunächst in einer kranken Pflanze Bakterien mit dem Mikroskop nachweisen, muß dieselben sodann rein zu züchten suchen, mit einer solchen Reinzucht gesunde Pflanzen impfen und beobachten, ob nun dieselben Krankheitssymptome sich zeigen. Man wird auch Wert darauf legen, zu konstatieren, daß keinerlei andere Mikroorganismen sich nachträglich einschleichen, um sicher zu sein, daß das gesamte Krankheitsbild auf das Konto der erstgenannten zu setzen ist. Da ferner „Krankheit" und „Gesundheit" keine eigentlich physiologischen, sondern ökologische Begriffe sind, wird man auch stets zu ermitteln haben, wie Bakterien unter natürlichen Bedingungen in die Pflanze eindringen und sich dann allmählich ausbreiten. Beobachtet man, daß einmal unter ganz besonderen Bedingungen eine Pflanze durch Bakterien zugrunde geht, etwa nach abnorm starker Verletzung, die bedingt, daß sich in den abgetöteten Zellen Fäulnisbakterien ansammeln, die nun durch ihre Stoffwechselprodukte die ganze Pflanze weiter schädigen oder töten, so wird man darin noch keine eigentliche Bakterienerkrankung erblicken.[1])

Eine sehr weit verbreitete, aber gleichwohl wegen ihrer Harmlosigkeit wenig bekannte und beachtete Erkrankung des Kohls ist dessen Schwarzfäule.[2]) Sie kann alle gebauten Kohlarten befallen, führt aber nur selten zur Vernichtung der Pflanze. Die Blattnerven werden schwarz,

1) Smith, E. F., U. S. A. Dep. of agric. Washington 1905. Potter, M. C., B. C. II, 1910, Bd. 28, S. 625. Tubeuf, C. v., B. C. II, 1911, Bd. 24, S. 340.

2) Smith, E. F., B. C. II, 1897, Bd. 3, S. 284. Brenner, W., B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 725.

die dazwischenliegenden Blattinseln treten gelb hervor, schließlich tritt Fäulnis ein, an der alle möglichen Bakterien oder sonstigen Pilze beteiligt sein können. Zu Beginn der Erkrankung kann man massenhafte Zellen einer als *Pseudomonas campestris* bezeichneten Art in den Gefäßen erblicken, in denen sie durch den Transpirationsstrom weiter geschleppt werden. Sie lösen dann die Gefäßwände auf und dringen zwischen die Zellen ein, deren Verband lockernd und lösend; die Zellen sterben ab, und der Spaltpilz ernährt sich von den aus den toten Zellen austretenden Stoffen. Man kann *Ps. campestris* ohne Schwierigkeiten rein züchten, da sie eine sehr genügsame Art ist; die Zellen sind auf künstlichen Böden langgestreckt, in der Pflanze kurzstäbchenförmig; auf Platten wächst sie in Form wachsgelber Kolonien, von denen man Material durch kleine Wunden der Pflanze einimpfen und so die Schwarzfäule experimentell erzeugen kann. Es dauert dann 2—3 Worten, ehe Krankheitssymptome sichtbar werden; solange beträgt also die Inkubationszeit. In der Natur dürfte der Spaltpilz durch die Wasserspalten der Blätter eindringen; man hat nachgewiesen, daß er in den von jenen Wasserspalten ausgeschiedenen Tropfen leben und sich vermehren kann, und daß die Krankheit ausbricht, wenn man dafür sorgt, daß ausgeschiedene und infizierte Tropfen wieder zurückgesaugt werden. Auch durch Schnecken oder Blattläuse kann er verbreitet und auf gesunde Pflanzen übertragen werden.

In die Gefäße gelangt findet er als anspruchslose Art in den hier befindlichen geringen Mengen von Kohlenstoffverbindungen, Nitraten, usw., genügend Nährstoffe, um sich zu vermehren, er wird dann, wie gesagt, durch den Transpirationsstrom in dieser Pflanze verbreitet und dringt endlich durch die Gefäßwand hindurch ins Gewebe, wo er die Mittellamellen der Zellen zerstört und endlich die Zellen abtötet. Aus dieser Schilderung geht mit Sicherheit hervor, daß er in der Lage ist, die verholzten Zellwände und die Pektinstoffe der Mittellamellen durch Enzyme zu zerstören, die Zellulosewände selbst sind ihm offenbar unzugänglich. Ob er sonst noch pathogene Eigenschaften entfalten, etwa giftige Stoffe besonderer Art ausscheiden kann, die ihn zum Parasitismus befähigen, ist unbekannt.

Noch eine große Zahl ähnlicher „Weichfäulen“[1]) ist bekannt. *Pseudomonas destructans*[2]) greift Rüben an, deren Weißfäule bewirkend, *Bact. carotovorum*[3]) bedingt die Möhrenfäule, *Bact. brassicae* die des Blumenkohls; bei allen diesen Arten hat man die Befähigung zur enzy-

1) Spieckermann, A., Ref. B. C. II, 1902, Bd. 8, S. 716.
2) Potter, M. C., B. C. II, 1909, Bd. 23, u. B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 624.
3) Jones, L. R., B. C. II, 1905, Bd. 14.

matischen Lösung der Pektinstoffe der Mittellamellen nachgewiesen. *B. brassicae*[1]) soll auch Zellulose lösen können, die andern aber, wie angegeben wird, nur quellend auf die Zellulose wirken[2]); in einem Fall hat man auch das Eindringen der Bakterien durch die verquollene Zellwand gesehen, sonst aber scheint es, daß die Bakterien von Stoffen leben, die durch Diffusion aus den abgetöteten Zellen in die Zwischenzellräume treten. Es ist mir nicht bekannt, ob die Frage, inwieweit die Bakterien auch durch die Tüpfel isolierter Zellen ins Zelllumen wandern, bereits bearbeitet worden ist. In manchen Fällen wird ihre Wirkung außer auf „Toxine",[3]) d. h. auf giftige Stoffwechselprodukte, auch auf Bildung von Oxalsäure zurückgeführt, durch welche sie schädlich und tödlich wirken. Die Art und Weise des ersten Eindringens in die Pflanze dürfte verschieden sein. Für *Ps. destructans* wird angegeben, daß sie die jugendliche Epidermis von Rübenpflanzen soll durchdringen können, die Epidermis ausgewachsener Rüben aber nicht.[4])

Noch sei erwähnt, daß man auch Bakteriosen beschrieben hat, bei welchen die Gefäße durch Gummiausscheidungen seitens der Bakterien verstopft werden, so daß der Tod der Pflanze durch Verwelken eintritt. Die Bakterien sollen sich entweder auf die Gefäßdurchwucherung beschränken oder aber auch die sonstigen Gewebe überschwemmen.

In aller Kürze erwähnen wir noch, daß viele dieser krankheitserregenden Arten durch ihr Verhalten gegen Kohlehydrate sich sollen unterscheiden lassen.[5])

In ähnlicher Weise werden offenbar viele Pflanzen, seien es Kulturgewächse, seien es wilde Pflanzen, geschädigt. Um noch eine Arzneipflanze zu nennen, erwähnen wir, daß auch das Liebstöckel unter den Angriffen von Bakterien zu leiden hat:[6]) Kleine, braune Stellen entstehen an den Blättern, diese Flecken vergrößern sich, und endlich welken größere Partien ab. Am Stengel treten längere braune Streifen auf. Aus derart erkrankten Pflanzen kann man ein Kurzstäbchen, *Ps.*

1) Harrison, F. C., B. C. II, 1904, Bd. 13, S. 46.

2) Vgl. dazu Merker, E , B. C. II, 1911, Bd. 31, S. 578. Der Autor beschreibt zwei Mikrokokken, *M. cytophagus* und *melanocyclus,* welche die Blattzähne und das angrenzende Blattgewebe bei der Wasserpest und anderen Pflanzen zerstören, indem sie die Zellulose der Zellwand an den noch lebenden Zellen auflösen. Besonders die erstgenannte Art soll Zellulose kräftig zersetzen, es ist aber bis jetzt noch nicht gelungen, sie rein zu züchten. (Vgl. auch S. 381.)

3) v. Hall, C. G. J., Ref. in B. C. II, 1904, Bd. 12, S. 507.

4) Vgl. Dale, E., Ann. of bot. 1912, Bd. 26, S. 133.

5) Harding, H. A., Morse, W. J., Jones, L. R., Ref.: B. C. II, 1910, Bd. 27, S. 648.

6) Osterwalder, A., B. C. II, 1910, Bd. 25, S. 260.

Levistici herauszüchten und auch mittels Reinkulturen dieser die Krankheit weiter übertragen. In der Natur dürfte die Infektion durch die Spaltöffnungen erfolgen können. Das erkrankte Gewebe wird endlich vollkommen desorganisiert, an der Grenze zwischen lebendem und totem Gewebe zeigt sich bei mikroskopischer Betrachtung eine Bakterienzooglöa.

Wir schließen die Besprechung pflanzlicher Bakteriosen mit einem Hinweis auf den „Bakterienbrand", d. h. eine Rindenerkrankung der Kirsche, Pflaume, Reineclaude, eine Krankheit die den Vorzug hat, recht genau und zuverlässig beschrieben zu sein.[1]) Im Jahr 1905 trat sie in Deutschland plötzlich auf. Die Brandstellen der Rinde sinken ein, Überwallungswülste umgrenzen dieselben, häufig tritt Gummi aus; das sind die ersten Symptome, an welchen man die Krankheit erkennt.

Aus den Gewebestücken in der Rinde unterhalb solcher Stellen kann man massenhaft Bakterien herauszüchten, aber nur bei besonderer Sorgfalt gelingt es, den Krankheitserreger zu fassen, das *Bact. (Pseudomonas) spongiosum*, mittels dessen Reinkulturen man dann die Krankheit auf gesunde Bäumchen übertragen kann. Die Überimpfung mag in der Natur u. a. auch durch Borkenkäfer erfolgen. Diese Krankheit, die zumal im zeitigsten Frühjahr grassiert, ist sehr gefährlich, da sie die Bäume vernichten kann. Vermutlich wirkt das *Bact. spongiosum* in erster Linie durch ausgeschiedene Säuren (Butter-, Essigsäure) auf die Rindenzellen.

Nicht ohne Interesse ist es, daß solche Krankheiten, ähnlich wie das auch für Krankheiten des Menschen bekannt ist, mehr oder minder plötzlich und unvermutet auftreten und ebenso nach einiger Zeit wieder verschwinden. Es erhebt sich die Frage ob das an der Veränderung, welche die menschliche Kultur mit sich bringt, liegt, oder ob Bakterien aus andern Gegenden einwandern, oder ob autochthone Bakterien plötzlich neue Eigenschaften annehmen, die sie zu Krankheitserregern stempeln, und auch wieder verlieren.

Für die Lehre von den pflanzlichen Bakteriosen könnten sehr bedeutungsvoll werden Nachuntersuchungen früherer Angaben, denen zufolge Spaltpilze, z. B. *Bact. coli*, lebende Kartoffeln abtöten und die Mittellamellen der Zellwände lösen können, wenn man sie eine Zeitlang auf Kartoffeln, die durch Behandlung mit verdünnter Lauge oder durch bestimmte Düngung „geschwächt" sind, gezüchtet hat. Die Virulenz der Bakterien steigert sich durch weitere Zucht auf lebenden Kartoffeln, geht aber verloren durch Kultur auf toten Substraten oder anderen

1) Aderhold, R., u. Ruhland, W., Arb. a. d. k. biol. Anstalt, 1907, Bd, 5, S. 293.

lebenden Böden. Es ist allerdings die Gefahr nicht gering, daß Nachuntersuchungen solcher Angaben ein recht trauriges, nämlich schlechterdings ganz negatives Ergebnis haben könnten.[1])

Wir kommen endlich zu den im Menschen und Tier lebenden Bakterienarten. Bekannt ist, daß in höheren und niederen Wesen, zumal im Darmtraktus eine ganze Zahl der verschiedensten, saprophytischen Bakterien haust, zum Teil solchen, die nur ganz zufällig mit der Nahrung eingeschleppt sind und dort nur ein ziemlich kurzes Dasein führen, andere aber, die man fast regelmäßig antrifft. Bei niedern Tieren sind systematische Untersuchungen erst in ziemlich geringer Zahl angestellt. Wir erinnern uns daran, daß z. B. jener wichtige *Bac. Bütschlii* zuerst aus dem Darm der Küchenschabe isoliert wurde, wir denken an *Bac. spirogyrae* u. a., die wir bei Behandlung der Zellkernfrage kurz erwähnten. Die Untersuchungen des Darminhaltes der Regenwürmer dürfte bei weiterer Durchforschung manche interessante Probleme aufrollen, zumal wegen der Einwirkung jener auf den Ackerboden, usw. Gehen wir zur Besprechung höherer Wesen, des Menschen, über, so ist jedermann bekannt, daß auch hier, z. B. im Mund, im Darm eine reiche Flora solcher Wesen existiert, deren sachverständige Beurtheilung wir dem Mediziner überlassen (vgl. auch S. 437); wir erinnern hier nur noch kurz daran, daß uns die menschliche Mundhöhle interessante Formen für die mikroskopische Untersuchung der Bakterienzelle liefert, aerobe, wie anaerobe Arten, *Bact. maximum buccale*, das anaerobe *Spirillum sputigenum*[2]) und viele andere mehr. Der Darm andererseits liefert uns mit seinem *Bact. coli*[3]) und Genossen solche Formen, die ganz abgesehen von ihrer Bedeutung für die Verdauungsprozesse des Menschen ein reiches Material liefern für Studien, die sich mit dem Kampf der Bakterien untereinander befassen, und solche, die der morphologischen und physiologischen Variabilität gewidmet sind.

Neben diesen in erster Linie harmlosen, nur unter besonders ungünstigen Bedingungen gefährlich werdenden Bakterien stehen aber dann die massenhaften Krankheitserreger. Zunächst folge ein flüchtiger Blick auf einige Kaltblüterbakteriosen: Wir nennen nur kurz den *Bac. arenicolae*[4]), der, im Borstenwurm *Arenicola* hausend, dort stellenweise Epithelverletzungen bewirken und so den Tod des Wurms herbeiführen soll, ein *Bacillus* mit endständiger Spore, wie auch andere, die an ähn-

1) Laurent, E., Ann. de l'Inst. Pasteur, 1899, Bd. 13, S. 1. Lepoutre, L., Ref. B. C. II, 1903, Bd. 10, S. 189.

2) Mühlens, P., B. C. I, Or. 1908, Bd. 48, S. 523.

3) Vgl. u. a. Gärtner, A., Z. f. Hyg. 1910, Bd. 67, S. 55.

4) Fantham, A. B., u. Porter, A., B. C. I, Or. 1909, Bd. 52, S. 329.

lichen Orten beobachtet wurden, zum Studium der Zellkernfrage geeignet und, wie ihre Entdecker mitteilen, durch den Besitz eines Chromidialsystems (S. 120) ausgezeichnet. An Bakteriosen können ferner Echinokokken und Finnen zugrunde gehen dadurch, daß aus dem Darm des Wirts Bakterien in die den Parasiten umgebende Flüssigkeit einwandern und sie zum Absterben bringen.[1])

Genauer wollen wir hier nur noch referieren über einen Fall einer Kaltblüterbakteriose, welche nach den Grundsätzen der botanischen Bakteriologie sehr genau studiert worden ist,[2]) zumal deren Erreger uns in unsern früheren Ausführungen schon häufig begegnet sind. Es handelt sich um eine schon dem Aristoteles bekannte, in Deutschland seit dem 16. Jahrhundert beschriebene Infektionskrankheit des Verdauungstraktus der Bienenmaden. Diese werden schlaff und weich und sterben unter Fäulniserscheinungen ab. Die Erkrankung kann in zwei Formen auftreten, als die Seuche der offenen Brut, bei welcher zuerst in den offenen Zellen einige Maden absterben und von den Bienen herausgeschleppt werden, und als das Sterben der gedeckelten Brut.

Auch bei dieser, welche in Deutschland häufiger ist, werden zuerst einige, dann aber alle Waben ergriffen. Geruch nach Schweiß (Kapronsäure) ist für die erste, Geruch nach faulem Leim für die zweite Form charakteristisch. Was die Erreger angeht, so handelt es sich meistens um eine Mischinfektion. *Bac. alvei* ist eine Art, die bei dem Sterben der offenen Brut beteiligt ist, *Bac. brandenburgensis* andererseits bei der Fäule der gedeckelten Brut. Bei beiden wirkt noch *Streptococcus apis* mit. Da diese Art einen Geruch nach „saurem Kleister“ entwickelt, redet man in den Fällen, in welchen sie allein die Krankheit verursacht, auch von Sauerbrut.

Mit Reinkulturen des *Bac. brandenburgensis* gelingt es leicht, die Seuche hervorzurufen; soweit ist also die Ätiologie derselben sichergestellt. Der Krankheitserreger ist bei der mikroskopischen Untersuchung kranker Maden hauptsächlich im Fettkörper, weniger im Darm nachzuweisen. Er besitzt auffällig kurzwellige, laterale Geißeln, die, wie früher schon erwähnt, sogar in 22 Jahre alten Faulbrutmassen noch nachweisbar waren.

Was die Verbreitungsweise der Krankheit angeht, so kann dieselbe durch räuberische Flugbienen erfolgen. Die Verschleppung kann auf weite Entfernung durch Handel mit Bienen und Honig erfolgen. Die

1) Mehlhose, R., B. C. I, Or. 1909, Bd. 52, S. 43.

2) Maaßen, A., Arb. a. d. k. biol. Anstalt, 1908, Bd. 6, Heft 1. Vgl. auch Burri, R., Ref. in B. C. I, Ref. 1907, Bd. 39, S. 389.

Inkubationszeit ist nur kurz. Was die Vorbeugung betrifft, so handelt es sich um Schutz der gesunden Völker gegen Ausgeräubertwerden; was die Heilung des Volkes angeht, so müssen die Waben, Pollenvorräte, Honig, Brut entfernt werden und das nackte Volk in neue Stöcke übertragen werden, nötigenfalls sind auch die Bienen zu töten.[1])

Man sieht, daß es sich im Grund genommen um dieselbe Beschreibung und Erforschung einer bakteriellen Infektionskrankheit handelt, wie sie auch bei derartigen menschlichen Krankheiten üblich ist, mit dem einen Unterschied, daß Impfversuche, Sektionen erkrankter Wesen usw. durch keine Rücksichtnahmen behindert werden; die Erhaltung des einzelnen Individuums ist nur dann erforderlich, wenn durch seine Vernichtung allzugroße materielle Werte zerstört würden.

Und so würde sich denn ungezwungen hier die Behandlung der menschlichen Bakteriosen anschließen; doch alles, was auf diesem Gebiet in staunenswerter Arbeit die Mediziner geleistet haben, liegt außerhalb des Bereiches unserer Betrachtungen. Wir erinnern hier nur in Ergänzung der Ausführungen auf S. 193 an folgendes: Die ganzen Anschauungen und Kenntnisse über das Wesen der Bakterienkrankheiten des Menschen und der Organismen überhaupt nehmen ihren Ausgang von der Untersuchung des Milzbrands, bei welchem zum ersten Mal aus dem kranken Körper der Erreger in Reinkultur herausgezüchtet, nach Kultur unter künstlichen Bedingungen in gesunde Tiere überimpft und somit der Beweis geführt wurde, daß Bakterienzellen, wenn sie im Körper Gelegenheit zur Entwicklung finden, die Krankheit mit allen ihren Symptomen auslöst, daß nicht giftige Stoffe, die mit dem Impfmaterial eingeführt werden, sondern Gifte, die der Bazillus während seiner Vermehrung in Körper bildet, wirksam sind.[2])

* * *

Anton de Bary pflegte seine, in den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts gehaltenen Vorlesungen über Bakterien mit den Worten einzuleiten, daß tagtäglich dem gebildeten Publikum nicht viel weniger vorgehalten werde, als daß ein gut Teil allen irdischen Heils und Unheils den Bakterien zuzuschreiben sei. Aus diesem Grund sei ihm der übliche Teil der Einleitung seiner Vorlesung, die dem Zuhörer die Wichtigkeit des Gegenstands ans Herz legt, erspart. Die Worte, so sollte

1) Über *Bac. alvei* vgl. S. 135, 193; über *Bac. brandenburgensis,* vgl. S. 143; über *Streptococcus apis* vgl. S. 426.

2) Robert Koch.

man meinem, gelten erst recht für die seither verflossene Zeit, die den außerordentlichen Aufschwung der medizinischen Bakteriologie gesehen hat und Zeuge gewesen ist jenes erfolgreichen Kampfes, den sie gegen die Krankheitserreger geführt hat und jetzt noch führt. Immerhin macht sich doch vielfach ein Rückschlag geltend, da allzu oft den Gebildeten auch von unberufener Seite die Bedeutung der Bakterien in grellen Farben geschildert und in übertriebener Weise vor Augen geführt wird.

Wir aber wollen hoffen, daß es uns gelungen sein möchte, durch unsere Ausführungen nachzuweisen, daß die Beachtung, welche den Bakterien von allen wissenschaftlich interessierten Kreisen, nicht allein von den Bakteriologen selbst, zugewendet wird, eine wohlverdiente ist.

Namenregister.

A.

Ackermann, D. 460
Aderhold, R. 623
Allemann, O. 71. 100. 136
Amann, J. 534
Andrejew, P. 210
Avery, C. F. 431

B.

Babes, E. 190
Ballner, F. 287. 412
Barber, H. A. 235. 248
Barlow, B. 527
Barthel, H. 405. 536. 565
de Bary, A. 29. 161. 180. 244
Baur, E. 89. 152. 179. 201. 601
Bazarewski, S. 464. 573. 574. 575
Behrens, J. 63. 514. 542. 552. 559. 562. 568. 594
Beijerinck, M. W. 99. 235. 265. 318. 321. 367. 371. 405. 407. 458. 459. 472. 473. 500. 503. 515. 614
Berghaus 376
Berthelot 579
Berthold, G. 45
Bierberg, W. 421. 444
Biernacki, W. 384
Blanck, E. 576
Blau, O. 251. 257
Bocchia 295
Böhme, A. 210
Bouilhac, 506
Boullanger 464. 465. 469
Brandt, K. 612
Brasch, W. 398
Bredemann, G. 118. 239. 258. 263. 513. 516. 557
Brenner, W. 620
Brown, C. 571
Brudny, V. 112
Buchner, E. 419. 438. 443
Buhlert 564
Burk, A. 229
Burri, R. 59. 98. 100. 136. 210. 211. 222. 230 231. 266. 272. 275. 432. 587. 614. 625
Busch 549
Busson, B. 280
Butjagin, P. W. 255. 291. 389
Bütschli, O. 91. 147

C.

Cano, U. 42
v. Caron, H. 578
Celakovsky, L. 303
Chatterjee, G. C. 431
Christensen, H.R. 445. 563. 579. 587
v. Chudjakow, N. 265. 270
Clegg, M. T. 302
Cohn, F. 36. 89. 206
Coleman, L. C. 464. 467. 574. 591
Conn, H. J. 537. 567
Correns, C. 52. 151. 224
Corsini, A. 477
Crosby 316
Cunhard, H. 318

D.

Dale, E. 622
Dangeard, P. A. 108. 127
Degen, A. 104
Delbrück, H. 76
v. Delden, A. 503
Dieudonné 76. 227
Dietrich, A. 132
Dobbell, C. C. 123. 170. 174
Doflein, F. 244
Düggeli, M. 211. 222. 230. 430. 432. 587. 595. 614
Dzierzbiecki, A. 565

E.

Ehrenberg, P. 596
Eijkman, C. 256
Eisenberg, F. 68. 100. 112. 132. 136. 255. 326
Eisler, M. 286
Ekelöf, E. 556
Ellis, D. 100. 142. 158. 159. 172. 191 192. 216. 217. 258. 489. 490
Emmerling, O. 99, 448
Engberding, O. 561. 565. 567. 585
Engelmann, W. 139. 307
Engler, A. 162
Ernst, A. 103. 115
Erréra, L. 40. 44
v. Esmarch, E. 41
Euler, H. 404, 407
Ewart, A. J. 108

F.

Fabricius, O. 594
Fantham, A. B. 122. 624
v. Feilitzen, H. 587. 594
Fettick, O. 283
Fickendey 564
Ficker, M. 90. 137. 211. 285. 539
Fischer, A. 78. 83. 87. 88. 113. 117. 126. 127. 135. 150. 168. 178. 181. 182. 192. 215. 244. 261. 270. 285. 424. 442. 602. 619
Fischer, B. 409. 539. 605. 608
Fischer, H. 402. 449. 507. 509. 561. 564. 567. 573. 576. 593

Franzen, H. 386. 405
Fred, E. B. 289. 503. 578. 590
Frenzel, J. 174
v. Freudenreich, E. 397
Frosch 302
Fuhrmann, F. 136. 142. 143. 148. 163. 183. 185. 214. 215

G.

Gaidukov, N. 42. 43. 44. 101
Galeotti, G. 105
Galle, E. 555
Gantner 443
Garbowski, L. 67. 99. 166. 177. 179. 239
Gärtner, A. 624
Gauducheau, A. 302
Gazert, H. 605. 610
Gebbing, J. 605
Georgewitsch, P. 251
Gerlach 589
Gins, H. 141
Goebel, K. E. 342
Gorini, C. 432
Gottheil, O. 66
Gran, H. 383. 603. 610
Greve, G. 386
Griffiths, B. S. 125. 205
Grimme, A. 113. 132. 171
Gruber, E. 430
Guilliermond, A. 103. 119. 120. 121. 122. 123. 124. 130. 131. 156. 171
Gutzeit, E. 574. 593

H.

Hahn, M. 540
v. Hall, C. G. J. 622
Hansen, E. C. 215. 280
Harding, H. 207. 622
Harrison, F. L. 527. 622
Hashimoto, S. 190
Hattori, H. 551
Heine 280
Heinze, B. 570. 591
Henneberg, W. 99. 427. 433. 439. 441. 443. 444
Herzog, K. 438
Hesselink v. Suchtelen, F. 562. 563. 567
Hiltner, L. 521. 525. 529. 588. 591
Hinze, G. 91. 99. 134
Hoffmann, C. 252
Holliger, W. 432
Hölling, A. 122
Holzmüller, K. 63. 166. 300. 557
Hornberger 596
Hörth, F. 438
Hosaeus, H. 94
Hüne 288
Hüppe, F. 451
Huss, H. 71. 385. 430
Hutchinson, H. B. 63. 137

I. J.

Jacobsen, H. 326
de Jager 176
Jahn, E. 77. 97. 201. 202
Jegunow 140
Jennings 316
Jensen, H. 401
Jensen, O. 193. 207. 242. 397. 402. 407. 425. 432. 442
Immendorff 568
Jones, L. R. 621. 622
Jost, L. 101. 391
Issatschenko, B. L. 603. 613
van Iterson, G. 576
Iwanow, S. 99. 106

K.

Kappen, H. 576
Karpinski, A. 574
Kaserer, H. 357. 455. 459. 460. 505
Keding, M. 280
Kellermann, K. F. 141
Keutner, J. 391. 500
Klebs, G. 185
Klein, L. 184. 244
Kniep, H. 216. 333. 336. 337. 339
Koch, A. 80. 94. 137. 165. 169. 177. 217. 219. 239. 252. 504. 505. 506. 520. 537. 566. 571. 573. 575. 576. 577. 578. 579. 582. 585. 586. 587. 590. 592. 593. 594. 595
Koch, R. 141. 626
Kohn, E. 551
Kolkwitz, R. 151. 192. 194. 459. 548. 549. 550. 551
Körnicke, M. 301
Kossowicz, A. 354. 378
Koestler, G. 272. 273
Krainsky, A. 503
Kraus, G. 534. 535. 544
Krawkow 105
Kroeber, E. 571
Krüger, W. 570
Krümmel, O. 598. 603
Kruis, K. 119
Kruse, W. VI. 105. 106. 353. 373
de Kruyff, E. 251. 253. 257. 384. 517
Krzemieniewski, S. 501. 507. 516
Krzemieniewska, H. 287. 354
Kühl, H. 405
Kühn, J. 580
Kühne, M. 431
Kulka, W. 351
Kuntze, W. 112. 354. 428. 430. 431
Kürsteiner, J. 266. 272. 278
Kusano, S. 342
Küster, E. 50. 60. 176. 292. 617

L.

Lafar, F. 424
v. Lagerheim, G. 190. 616
Lainé 574
Laurent, E. 624
Lauterborn, R. 475
Lebedeff, A. F. 403. 455. 457. 458
v. d. Leck, J. 428. 435
v. Leeuwenhoek, A. 312
Lehmann, K. B. 134. 140. 144. 192. 197. 214. 216. 252. 279. 283. 301. 318. 380. 394
Lemmermann, O. 287. 562. 571. 576. 577. 593
Lentz, O. 395
Liachowetzki, M. 288
Liebermeister, G. 132
Lieske, R. 498
Lindner, P. 60
Lipman, C. B. 286. 287. 509
Lister, A. 303
Lode, A., 293. 411. 412
Löffler, F. 141

Lohmann, H. 607
Löhnis, F. VI. 96. 210. 253. 366. 425. 426. 509. 515. 518. 524. 536. 564. 565. 566. 573. 574. 581. 589
Lortet, L. 327
Loew, O. 386. 571
Lücken, G. 593
Lürssen, A. 431

M.

Maassen, A. 75. 93. 143. 168. 210. 215. 217. 220. 252. 280. 364. 425. 458. 527. 594. 625
Makrinoff, J. 465. 466
Makrinoff, S. 430. 432
Massart, J. 325. 326
Massini, R. 229
Massol 464. 465. 469
Matzuschita, T. 190
Maurizio, A. 432
Mehlhose, R. 625
Meisenheimer, J. 419. 438
Mencl, A. 123. 503
Merker, E. 381. 622
Meves, F. 103
Meyer, A. 50. 79. 91. 97. 100. 104. 111. 115. 116. 118. 122. 128. 130. 132. 133. 136. 155. 157. 160. 169. 172. 173. 175. 178. 182. 215. 218. 245. 248. 254. 260. 264. 265. 266. 268. 327
Miehe, H. 139. 161. 164. 165. 166. 196. 215. 221. 250. 251. 528. 532. 536. 546. 552. 555. 618
Migula, W. 78. 96. 117. 140. 141. 158. 159. 161. 188. 192. 217
Minkmann, D. C. J. 403. 458
Mitscherlich, E. A. 542. 572. 581
Miyoshi, M. 312. 481. 496
Molisch, H. 43. 58. 108. 126. 181. 192. 204. 307. 320. 357. 407. 476. 482. 486. 487. 554
Morse, W. J. 622
Mühlens, P. 624
Müller, A. 63
Müller, L. 221
Müller, R. 72. 153. 210. 232
Müller 527
Müller-Thurgau, H. 97
Müntz 574
Musgrave, W. C. 302

N.

Nabokich, A. J. 455
Nadson, G. 303
Nakanishi 117
Nathansohn, A. 101. 391. 453. 458. 473. 474. 546. 603. 611. 612
Nawiasky, P. 376. 415
Neide, E. 208. 217. 219
Neisser, M. 137
Nemec, B. 127
Nestler, A. 281
Neumann, R. O. 134. 140. 144. 192. 197. 214. 216. 252. 279. 283. 301. 380. 609
Nikitinsky, J. 458
Niklewski, B. 455. 456. 457. 461. 563. 569. 574
Nishimura 105

O.

Omelianski, W. 386. 387. 438. 459. 464. 468. 469. 472. 476. 501
Orsós, F. 64
Osterwalder, A. 622
Otto, M. 609

P.

Panek, K. 384
Parlandt, D. 601
Parr, A. 564
Pasteur, L. 461
Peklo, J. 529
Perold, H. J. 69. 443
Perotti, K. 572. 587
Pettit, H. 576. 577. 578
Petri, L. 617
Pfeffer, W. 89. 138. 239. 253. 273. 312. 316. 333. 334. 369. 391. 410
Pfeiffer, Th. 577
Pillai 515. 518. 524
Pinoy, E. 303
Porodko, Th. 265. 267. 275. 323
Porter, A. 624
Potonié, H. 555
Potter, A. 571
Potter, M. C. 348. 367. 620. 621
Potts, G. 302. 303
Prazmowski, A. 503
Preiss, H. 67. 119. 120. 133
Pringsheim, E. 519
Pringsheim, H. 167. 214. 272. 370. 512. 518. 519

Q.

Quehl, A. 199. 201. 220

R.

Rahel, G. 521
Rant, A. 614
Rayman, B. 119. 217
Reichenbach, H. 232. 256
Reichenow, E. 131
Reichert 139. 141. 142. 145. 146. 148
Reinelt, J. 409
Reinke, J. 273. 602
Remy, Th. 505. 563. 564. 579. 581. 584. 586. 588. 590
Rettger, L. F. 295
Richter, O. 50. 358
Riemer 389
Ritter, G. 275. 323. 395. 404
Ritter, G. A. 564
Rösing, G. 505. 564
de Rossi, G. 522
Rostowzew, S. 613
Rothenbach 444
Rothermundt, M. 549
Rothert, W. 309. 316. 331. 333. 335. 341
Rubinsky, K. 430
Rubner, M. 399. 415. 419
Rucicka, V. 115. 121. 122
Ruhland, W. 95
Rullmann, W. 203. 498
Russell, H. L. 604
Ruttner, F. 536. 551

S.

Sabaschnikoff, A. 589
Sackett, W. 571
Saito, K. 282. 539
Salomon, E. 398

Sano 394
Schaudinn, F. 91. 98. 104. 115. 120. 123. 155. 166. 173. 178
Schmitz, H. 617
Schneider, P. 567. 579. 582
Schneider-Orelli, O. 262
Schönewald 458
Schorler, B. 489. 491. 497. 498
Schroeder, H. 51. 290. 299
Schwers, H. 498
v. Seelhorst, C. 575. 588
Sergent, E. 326
Severin, S. 556. 572
Seydel, S. 504. 505. 520
Simon, J. 578. 588. 589
Smith, E. F. 620
Solms, H. Graf zu 202
Söhngen, N. L. 445. 446. 459
Spitta 63
Stahl, E. 593
Steinbrinck, C. 82
Stevens, F. L. 574
Stoklasa, J. 562. 572. 576
Stokvis, C. S. 421. 444
Störmer, K. 370. 385. 591
Strasburger, E. 109. 110. 123
Süchting, H. 595
Süpfle, K. 268
Suzuki, J. 403. 518
Swellengrebel, S. H. 88. 117. 121. 122. 130. 131. 146. 157. 158

T.

Tacke, B. 403
Taddei 214
Teichert, K. 433
Thaxter, R. 199. 201. 202
v. Thieghem, P. 251
Thiele, R. 515. 587
Thomsen, P. 602
Thöni, J. 71. 98
Tsujitami 302
v. Tubeuf, C. 617. 620

U.

Ulehla, V. VI

V.

Vahle, C. 80. 87. 95. 126. 152. 196. 201. 202. 252. 263. 268. 482
Vejdowsky, F. 120
v. d. Velde, G. 105
Verworn, M. 327
Vöchting, H. 617
Vogel 564. 589

W.

Wager, H. 117
Weigmann, H. 223. 250. 430. 432
Wegner, O. 578
Wehmer, C. 280. 433
West, G. S. 125. 205
Wester, D. H. 99
Westermann, F. 509. 518. 588
White, B. 431
Wilfahrt, H. 585
Wimmer, G. 574. 585
Winogradsky, S. 107. 151. 152. 160. 165. 239. 264. 306. 307. 461. 464. 468. 474. 500. 509
v. Wisselingh, C. 99
Withers, W. A. 574
Wohltmann, F. 567
Wolf, F. 227. 327
Wolff, A. 426
Wolff, M. 559

Y.

Yamamoto, J. 143

Z.

Zeller 564
Zettnow, E. 93. 98. 122. 132
Zikes, H. 214. 615
Zipfel, H. 528
Zopf, W. 393

Sachregister.

Die * verweisen auf die Abbildungen.

A.

Abflammen des Wattepfropfs 55
Abstumpfung der Empfindlichkeit gegen einen Stoff durch einen andern 334 ff.
Abtötung durch extreme Temperatur 254 f.
Acetonpräparat von Essigbakterien 443
Achromatium Mülleri 476
— *oxaliferum* 476
Acidobacteriaceae 207
Ackerboden, Mikrobiologie 559
—, tropischer 555
Ackergare 570
Acrasieae 202
— als Bakterienfresser 303
Actinomyces chromogenes, Tyrosinase 394
— *monosporus* 555
— *thermophilus* 198.* 555
Actinomycetaceae 198
Actinomyceten, thermophile 250
Adhäsionskultur 60
Aerob 262. 265. 268
Aerobientypus (Atmungsfiguren) 320. 322*
Aerotaxis 317 ff.
— von Wasserbakterien 549
— im Widerstreit mit Chemotaxis 320
aerophil 269
aerophob 269
Agar-Agar zur Isolierung von Bakterien 57
—, Lösung durch Bakterien 303
Agglutination 210 f.
Airan 430
Airosomen 134. 483
Albumine als Nährstoffe 361
Albuminoide als Nährstoffe 361
Albumosen als Nährstoffe 362. 364
—, Reizschwelle 314
Alcalibacteriaceae 207
Algen, blaugrüne 24.* 25
—, grüne 21
Algenfaden im Mikrospektrum 323*
Alkalibildung 70*
Alkalisierung der Nährlösung 366
Alkohol, Apochemotaxis 315
— als Nährstoff 363
—, Nährstoff für denitr. Bakterien 403
— bei Plasmolyse 87
—, Resistenz der Essigbakterien gegen A. 442
Alkoholfestigkeit 113
Alkohol. Gärung und Luftzutritt 420
Aluminium, Wirkung auf *Azotobacter* 505
Ameisensäure, Zerlegung durch Bakterien 386
Amidbakterien 368
Amikronen 42
Aminacidase 375
Aminosäuren 105
—, Elektion 369
—, Gärung 449
— als Nährstoffe 362. 364
Ammoniak, Wirkung auf Nitratbildner 468
—, kohlensaures, bei Harnstoffvergärung 446
—, kohlensaures, als Kampfstoff 448
Ammon-Kohlenstoffbakterien 368
Ammoniumsalze als Nährstoffe 366
—, reizen *Bac.* Z in alk. Lösung 338
Amoeba proteus 15*
Amöben 15*
— fressen Bakterien 302
Amoebobacter 152 f.
—, Einfluß von Sauerstoff und Schwefelwasserstoff 306
Amoebobacteriaceae 486
Amphiplasma 117
Amylin 134
Amylum 133
Anaerob 262. 265. 268
Anaerobe, Sporenbildungsbedingungen 167
—, veratmen O_2 271
Anaerobientypus (Atmungsfiguren) 320. 322*
Angewöhnung an andere O_2-Spannung 270 f.
Anheftung der Geißeln 142
—, konstantes Artmerkmal 216
Anilinwasserfarbstoffe 111
Anlauf zur Sporenbildung 174
— zur Zellteilung 174
Anpassung, direkte 237
—, funktionelle 237
— an größere Zuckermengen 552
Anpassungsmerkmal 186
Anreicherung 73
Ansatz 415
Antagonistische Stoffwechselprodukte 296
Antagonismus von Salzen 286
Antrocknen 113
Apathie bei Purpurbakterien 311

Apfelsäure, Nährstoff für *Azotobacter* 503
—, Reizwirkung 315
Aphanocapsa Castagnei 24*
Apochemotaxis 314*
Apposition 154
äquatoriale Keimung 177
Ardisia crispata 617
Art, Definition 212
Arthrosporen 179 f.
— der Myxobakterien 179
— der Myxobakterien. Resistenz gegen Trockenheit 281
Artunterschiede, Nivellierung durch Kultur 224
Aschengehalt 345
Aschensalze, entbehrliche 357
Äskulin 436
Asparagin, Reizschwelle 314
— reizt *Bac. Z* 338
Asporogen 68
Asporogenie des *Bac. anthracis* 253
Assimilation 17
Assimilation und Dissimilation 343
Äther, Giftwirkung 291
—, Reizschwelle 314
Ätherwirkung 330. 333. 591
Athiorhodaceae 483. 487
ätionom 306
Atmung abgestorbener Bakterien 394
—, anorganische 478
Atmungsintensität, Abhgk. von O_2-Konzentration 400
Atmungsquotient 389
Aureole von Kreide 446
Außenbedingungen. Nachwirkung von Außenbedingungen 216 ff.
Austrocknungsfähigkeit 279
Auswaschung des Salpeters 575
Autogamie 175
Autolyse 375
Autonom 305
Autoregulation 87
autotroph 348
Auxanogramm 70
auxanographische Methode 383
Azotobacter, agile 508*
— *Beijerinckii* 509
— *chroococcum* 190. 206. 500 ff. 533. 547. 565
—, Atmungsquotient 389
— Eisenzufuhr 579
—, Gaswechsel 507
—, auf Kalium angewiesen 354
—, Kalium nicht vertretbar durch Rb. u. Cs. 355
—, Kultur auf Agar 505
—, Bedeutung für die Landwirtschaft 578 ff.
— im Meer 599. 602. 603
—, Mischkultur mit *Bac. methanigenes* 520
—, Mischkultur mit *Bact. gelaticum* 519
— im Plankton 611
— und Pektinvergärer 591
—, Rassen 501
—, Resistenz gegen Trockenheit 280
—, Beeinflussung durch Schwefelkohlenstoff 591
—, Einfluß von Stickstoffverbindungen 506
—, Stickstoffbindung an nat. Standorten 506
—, Stickstoffbindung in Reinkulturen 503
— Sym- oder Metabiose mit Algen? 507
—, Verbreitung 558
—, vertikale Verbreitung 579
—, *Vinelandii* 509
—, *vitreum* 509
—, *Woodstoni* 509

B.

Babes-Ernstsche Körner 130
Bacillaceae 188. 191
Bacillus 192
— d. mal. Ödems 270
—; Unterschied v. *Bacterium* 222
—, Variab. d. Sporengröße 217
— *alvei* 135*. 193
— —, Asporogenie 235
— —, Reservestoffe 136
— —, Resistenz der Sporen 220
Bacillus alvei, Sporenbildung 167*
— *amylobacter* 193. 272. 500
— —, Frage der Arteinheit 225. 513
— —, Asporogenie 235
— —, Anaerobientypus 320
— — greift Zellulose nicht an 380
— —, Abschnürung von Kokken 239
— — im Meer 600
— —, Trennung von Perzeption und Reaktion 331
— —, nicht plasmolysierbar 88
— —, Reizbarkeit durch Äther 340
— —, Reizbarkeit durch Äther und Fleischextrakt 335
— —, Reservestoffe 136
— —, Rotteerreger 382
— —, Kardinalpunkte des Sauerstoffzutritts 267
— —, gedeiht ohne Sauerstoff 266
— —, keine Verschiebung der Sauerstoffkardinalpunkte 271
— —, Sporen unempfindlich gegen Sauerstoff 263
— —, Sporenbildung 167*. 168
— —, Veränderlichkeit der Sporengröße 217
— —, Sporenhülle 171
— —, zweisporig 169
— —, Kardinalpunkte der Temperatur 253
— —, Tötungszeit der Sporen 258
— —, Verbreitung 557
— —, Zellkern 148
— *amylozyma* 421
— *anthracis* 295
— —, Asporogenie 235. 253
— —, Abschwächung durch Gifte 292
— —, Resistenz gegen Gifte 290
— —, Verhalten gegen Glykoside 436
— —, sek. Kolonie 68
— —, Nachkeimung 176

Bacillus anthracis, Sporenbildungsbedingungen 167
— —, unbeweglich 193
— —, Zellhaut 99
— —, Zellkern 119
— *arenicolae* 624
— *asterosporus* 193. 275
— —, Ernährung bei Anaerobiose 395
— —, Chromidien 121
— —, Keimstäbchen 178
— —, Ansprüche an die Ernährung bei Luftabschluß 365
— —, Nachkeimung 178
— —, zerstört Pektin 381
— —, Plasmodesmen 160
— —, Reservestoffe 136
— —, Kardinalpunkte des Sauerstoffzutritts 267
— —, gedeiht ohne Sauerstoff 266
— —, Sporenbildung 169*
— —, Variabilität d. Sporengröße 218
— —, Tötungszeit der Sporen 258
— —, Stickstoffbindung 516
— —, Verbreitung 557. 558
— —, Zellkern 118
— *botulinus*, Angewöhnung an O_2 270
— —, Ernährung 395
— —, Hemmung durch Kochsalz 283
— *brandenburgensis* 143
— —, Beweglichkeit abh. von Ernährung 216
— —, Ernährung 363
— —, Fadenbildung 216
— —, Lebensdauer der Sporen 280
— *Bütschlii*, Geißelinsertion 144. 145
— —, Sporenbildung 173*
— —, Strömungserscheinungen 102
— —, Wabenstruktur 102
— —, Zellhaut 91
— —, Zellteilung 173*
— *butyricus*, Plasmolyse 83
— —, Verhalten gegen Sauerstoff 263
— —, veratmet O_2 271
— —, Sporen empfindlich gegen Luft 263
Bac. but. mob. non liquefac. 512
— *calfactor* 553*
— —, Unterscheidung von ähnlichen Arten 271
— —, Keimung 178
— —, Schnelligkeit 139
— —, Schwellformen 215
— —, Kardinalpunkte der Temperatur für Sporenbildung 253
— —, orthothermophil 251
— *carotarum*, Ernährungsansprüche bei anaerob. Leben 365.
— —, Resistenz gegen Hitze 257
— —, Nachkeimung 176
— —, Reservestoffe 137
— —, Kardinalpunkte des Sauerstoffzutritts 267
— —, unbeweglich 193
— —, Wachstumsschnelligkeit 165
— *cohaerens* 193
— —, Chlamydosporen 182*
— —, Resistenz gegen Hitze 257
— —, Keimung 177*
— —, Verzweigung 245*
— —, Zellkern 119
— *cylindricus*, Unterscheidung von ähnl. Arten 221
— —, Aufblähung der Zellen 215
— —, Resistenz gegen Hitze 257
— —, Reservestoffe 136
— —, thermophil 251
— *Danicus* 518
— *Ellenbachensis* 193
— —, Chlamydosporen 182
— —, Widerstand d. Sporen gegen Hitze 260
— *esterificans* 429
— *fossicularum* 380
— —, Mischkultur mit *Cl. Americanum* 520
— *gammari* 120
— *inflatus* mit Sporen 169*
— —, Sporengröße 219
— *Kefir* 430
— *leptosporus* 184
— *luteus*, Zerfall in Kokken 240*
Bacillus luteus, sekundäre Kolonien 67
— —, Mischkultur mit Schleimpilzen 303
— —, Herabsetzung der Teilungsgröße 239
— *malabarensis* 517
— *malici*, Reservestoffe 137
— *maximus buccalis* 165
— —, Kernspirale 122. 624
— —, Teilung 157
— *methanigenes* 380
— —, Mischkultur m. *Azotobakter* 520
— —, Mischkultur mit *Cl. Americanum* 518
— *megaterium*, erblich konstante Abänderung 236
— —, als Futter f. *Dictyostelium* 303
— —, Nukleoproteide 105
— —, Reservestoffe 136
— —, Schnelligkeit 140
— *mycoides* 469
— —, Chromidien 121
— —, Resistenz gegen Hitze 257
— —, Kolonieform 62*
— —, Empfindlichkeit gegen Licht 300
— —, psychrophil 250
— —, Querteilung 156
— —, Reservestoffe 136
— —, Verbreitung 557
— —, Kardinalpunkte des O_2-Zutritts 267
— —, Säurefestigkeit 113
— —, Sporenbildung 168
— —, Lebensdauer d. Sporen 281
— —, künstliche Wabenstruktur 102
— *nitroxus*, Asporogenie 235
— *oedematis maligni* bildet Alkohol 421
— *oxalaticus*, Resistenz der Sporen 220
— —, Unterscheidung von *ruminatus* 219. 259
— —, Stickstoffbindung 518
— —, Veränderlichkeit in der Kultur 217
— *parvus*, Kardinalpunkte des O_2-Zutritts 267

Bac. putrificus 275. 373 f. 513
— —, Asporogenie 235
— —, Ernährung 395
— —, Förderung durch Sauerstoffspuren 272
— — *coli*, Anpassung an Luft 271
— *radicosus*, Chromidien 121
— —, Querteilung 156*
— —, künstliche Wabenkultur 104
— *ranicida*, Nukleoproteide 105
— *robur*, Unterscheidung von ähnlichen Arten 221
— —, orthothermophil 251
— —, Tötungszeiten der Sporen bei supramaximaler Temperatur 261
— *ruminatus*, Chlamydosporen 182
— —, Resistenz gegen Hitze 257
— —, Ansprüche an Nährstoffe bei Luftabschluß 365
— —, Unterscheidung von *oxalaticus* 219. 259
— —, Säurefestigkeit 113
— —, Resistenz d. Sporen 220
— *sessilis* 184
— *silvaticus*, Minimum des Sauerstoffzutritts 268
— *Solmsii*, mangelnde Aerotaxis 317
— —, Trennung von Perzeption u. Reaktion 331
— —, Phobochemotaxis 316
— —, Plasmolyse 84*
— *spirogyra* 122. 624
— *sporonema*, Sporenbildung 171
— —, Teilung 157
— *subtilis* 193. 275. 286
— —, als Futter f. Akrasieen 303
— —, Resistenz gegen Hitze 257
— —, Wirkung der Kälte 255
— —, Keimung 178*
Bac. subtilis, Nukleoproteide 105
— —, nicht plasmolysierbar 88
— —, Kardinalpunkte des O_2-Zutritts 268
— —, Schnelligkeit 140
— —, Lebensdauer d. Sporen 281
— —, Widerstand d. Sporen gegen Hitze 260
— —, Tötungszeiten der Sporen bei supramaximalen Temperaturen 261
— —, supra- u. ultramaximale Temperatur 254
— —, wärmetolerant 252
— *tetani* 295
— —, Sporenbildung bei Sauerstoffzutritt 274
— —, Stichkultur 73*
— —, Zellkern 119
— *thermophilus Vranjensis* 193. 251
— *tostus*, Unterscheidung von ähnlichen Arten 221
— —, Resistenz gegen Hitze 257
— —, Keimung 178
— —, orthothermophil 251
— *tumescens* 193
— —, Chromidien 121
— —, Durchmesser d. Zellen 217
— —, Keimstäbchen 178
— —, Nachkeimung 176. 178
— —, sek. Kolonien 67
— —, Reservestoffe 136
— —, Säurefestigkeit 113
— —, Minimum des Sauerstoffzutritts 268
— —, Sporengröße 217
— —, Herabsetzung der Teilungsgröße 239
— —, Zellhaut löslich in Eau de Javelle 100
— —, Zellkern 118
— *ventriculus* 169
— *vulgatus*, Lebensdauer der Sporen 281
— —, wärmetolerant 252
— *Z*, Fadenbildung 216
— —, Umschaltung der Reizbarkeit 338
Bäckerei 432
Bacterium 192[1])
—, Unterschied von *Bacillus* 222
— *aceti* 439
— *acetigenum* 442
— *acidi lactici* 427
— — Unterschied von *coli* und *aerogenes* 222
— *acidi propionici* 397
— *acidificans* 432
— *acidiphilum* 437
— *actinopelte* 600. 610
— *aerogenes*, Unterschied v. *coli* und *acidi lactici* 222
— *agreste* 96. 592
— —, Indolbildung 210
— —, verarbeitet Nitrat 366
— —, Temperaturansprüche 253
— *anglomerans* 615
— *aromaticum* 425. 435 f.
— *ascendens* 440
— *azotofluorescens* 471
— *Beijerinckii* 527
— *binucleatum* 194
— —, Kernspirale 122
— *Bovista* 476
— *Brassicae* 433. 621
— *brunneum* 274
— *carotovorum* 621
— *casei* 427
— —, Reservestoffe 136
— —, Schleim 100
— — *e*, Mischzucht mit Kahmhefe 223
— — —, Schleimbildung 223
— — —, Förderung durch Sauerstoffspuren 272
— *caucasicum* 427. 429 ff.
— *cinnabareum* 274
— *chitinovorum* 385
— *cloacae*, Ernährung bei Anaerobiose 395
— —, Atmungsfiguren 323
— *coli* 76. 193. 294—297. 518. 610. 624
— —, Verh. zur Ameisensäure 387
— —, verarb. rac. Aminosäuren 370
— —, Ernährung b. Anaerobiose 395
— — b. Eiweißfäulnis 373

1) Vgl. auch *Pseudomonas*

Bact. coli, Resistenz gegen Essigsäure 444
— —, Gelatineverflüssigung 221
— —, Verh. gegen Glykoside 436
— —, individuell verschiedene Resistenz geg. Hitze 256
— —, Indolbildung 209
— —, Wirkung der Kälte 255
— —, sek. Kolonien 68
— —, Beeinflussung durch Kupfersulfat 289
— —, Verh. gegen Milchzucker 228
— —, Niveaubildung 318
— —, psychrophil 250
— —, Reservestoffe 137
— —, gedeiht besser bei O_2-Zutritt 266
— —, Sippen mit langen Zellen 236
— —, unbewegliche Sippen 236
— —, Abhängigkeit der Zellteilung von der Temperatur 248
— —, Wachstumsschnelligkeit 165
— —, Umgrenzung 221
— —, Unterschied v. *aerogenes* u. *acidi lactici* 222
— —, Virulenz 623
— —, Zellhaut 99
— — *foenicola* 553
— — *mutabile* 228ff.
— *Delbrücki* 249. 427
— *denitrificans* 403. 406
— *dysenteriae*, Verh. zur Ameisensäure 387
— *enteritidis* 432
— *erythrogenes* 589
— *esterificans* 353
— *ethaceticum* 421
— *faecalis alc.*, Verh. zur Ameisensäure 387
— *ferrugineum* 379
— *fimbriatum*, Futter für *Dictyostelium* 303
— *fluorescens* 294. 518. 610. 615
— —, Futter für Akrasieen 303
— —, Denitrifikation 403
Bact. fluorescens, b. Eiweißfäulnis 373
— —, Einfluß der Temperatur auf Farbstoffbildung 227
— —, spaltet Fett 384
— —, hat Kalium notwendig 354
— —, sek. Kolonie 68
— —, Niveaubildung 318
— —, plasmolysierbar 88
— —, psychrophil 250
— —, empfindlich gegen Salz 89
— —, Schwarmbildung 550
— —, Wachstumsbeschleunigung durch Stoffwechselprodukte 297
— —, Verschiebung d. Kardinalpunkte der Temperatur 253
— *foliicola* 618
— *formicicum* 386. 396. 438
— —, bildet Alkohol 421
— *Fraenkelii* 190
— *Gaertneri* 233
— *gelaticum* 383f. 599
— —, Mischkultur m. *Azotobacter* u. *Cl. Americanum* 519
— *gracile* 97
— *Güntheri* 426
— —, Gelatineverflüssigung 221
— —, Schleimbildende Parallelformen 223
— *Hartlebi* 403. 578
— *Hensenii* 610
— *herbicola aureum* 615
— *imperfectum* 230f.
— *janthinum* 274
— *Kirchneri* 589
— *Krakataui* 517
— *Kützingianum* 439
— *lacticum* 426
— *lactis* 426
— — *aerogenes* 515
— — *viscosum* 515
— — —, löst Agar 384
— *levans* 432
— —, Unterschied von *coli* 222
— *lipolyticum* 385
— *Lipsiense* 589
— *lobatum* 600. 610
Bact. lunula 122
— *mannitopoeum* 97
— *Mazun* 430
— *methylicum* 367. 386
— *molestum* 515
— *muriseptic um* 40
— *mutatum* 229ff.
— *Nenckii* 384
— *nitrator* 471
— *nitrobacter* 469
— *oligocarbophilum* 455. 460. 542
— *orleanense* 440
— *pantotrophum* 455
— *paratyphi* 421
— —, Verh. zur Ameisensäure 387
— —, Verlust d. Schleimbildung 235. 238.
— *Pasteurianum* 439
— *pediculatum* 93
— *perfectum* 230f.
— *perlibratum* 318
— *pestis*, Beweglichkeit 144
— *Pflügeri* 409
— *phosphorescens* 409
— —, Tyrosinase 394
— *phosphoreum* 409*
— —, Radiumstrahlen, Wirkung auf Bakt. 301
— *pneumoniae* 222. 378. 421. 427. 515
— —, Kolonieform 62
— —, Ernährung b. Anaerobiose 395
— *polychromicum* 214
— *prodigiosum* 193. 294. 518
— —, Resistenz gegen Alkohol 421
— —, Ernährung b. Anaerobiose 395
— —, Resistenz geg. Essigsäure 444
— —, Farbstoffbildung in Abh. v. Temperatur 253
— —, Einfluß von Giften u. Temperatur auf Farbstoffbildung 227
— —, Involution 215
— —, Wirkung d. Kälte 255
— —, Labwirkung 428
— —, spaltet Lezithin 351
— —, Verbreitung durch Wasser 549

Bact. proteus (= *B vulgare*), Ernährung b. Anaerobiose 395
— —, Asparaginzerlegung 449
— —, reduzierende Wirkung 353
— *putidum* 394. 615
— *pyocyaneum* 295. 296
— —, im Ackerboden 577
— —, denitrifiziert 403. 406
— —, Kalium ist nötig für Ernährung 354
— —, Kalium vertretbar durch Rubidium- u. Cäsiumsalze 355
— —, erheischt Magnesium 354
— —, Niveaubildung 318
— —, Nukleoproteide 105
— —, Reservestoffe 137
— —, Zellhaut 99
— *radicicola* 527
— *radiobacter* 515. 592
— *repens* 610
— *Schützenbachi* 441
— *Sojae* 283
— *spongiosum* 623
— *Stutzeri* 403. 406
— *synxanthum* 354
— *termo* 138. 194. 274
— —, Chemotaxis 313
— —, nicht immer reizbar 338
— —, Scheidung von Perzeption und Reaktion 330
— *triviale* 610
— *turcosum* 518. 592
— *typhi* 65*. 193. 421
— —, Verh. zur Ameisensäure 387
— —, Futter f. Amöben 302
— —, Geißeldicke 146
— —, Geißeln 142
— —, Isantagonismus und Heterantagonismus 294. 296
— —, Wirkung der Kälte 255
— — Beeinflussung durch Kohlensäure 277
— —, Kolonieform 64*
— —, Verh. gegen Milchzucker 228
— —, Niveaubildung 318
— —, Plasmolyse 83*
Bact. typhi, Polkörner 134
— —, Reservestoffe 137
— —, Verh. zu Rhamnose 233
— —, Schnelligkeit 140
— —, Reizung d. Sublimatspuren 288
— —, Sippen mit langen Zellen 236
— *vermiforme* 93*. 94. 277
— *vernicosum*, Ernährung bei Anaerobiose 395
— *vini acetati* 440
— *vulgare* 193. 294 295. 556. 610 (s. a. *B. proteus*)
— —, Atmungsfigur 324
— —, Chemotaxis 313
— —, b. Eiweißfäulnis 373
— —, Ernährung 365
— —, Geißeldicke 146
— —, Geißeln 142
— —, Schnelligkeit 140
— *xylinoides* 440
— *xylinum* 440
— *Zopfii* 163. 180. 326
Bakterien, Bestimmung 208 f.
—, farbstoffbildende 32
—, farbstoffführende 32
—, grüne 107. 246
—, Verwandtschaft m. Flagellaten 244
— — — Schlauchpilzen 245
Bakterienaufschwemmung, Verdünnung von 287
Bakterienbrand 623
Bakterienfresser 14. 15.
—, Reizbarkeit 341
Bakteriengallen an Algen 617
— — Kiefern 617
— — Ölbäumen 617
— — Topinambur 617
Bakteriengeographie 531
Bakterienlampen 413
Bakterienleben 283
— im Boden 543
Bakterienleitgruppen 563
Bakterienniveau 315. 318
Bakterienökologie 531
Bakterienplatten, Schwefelbakterien 480 f.
Bakterienschwarm, b. Myxobakterien 199
Bakterienstammbaum 241
Bakterienstandorte im Boden 534
Bakterienüberwucherung 526
Bakterienwachstum im sterilisierten Boden 593
Bakterienzahl im Boden 566
— — Seewasser 608
Bakterienzüchtung mit u. ohne Sauerstoff 275
Bakteriochlorin 483
Bakteriocysten 97
bakteriolytisch 209
Bakteriopurpurin 483
Bakteroiden 522. 525*
Ballon, Untersuchung der Luft vom Ballon aus 541
Barégine 481
Barsczc 384
Bedingungen für Sporenbildung 166
Beeinflussung, wechselseitige 302
Beggiatoa 205. 475 ff.
—, Artunterscheidung 225
—, Bewegung 150. 151
—, Oxydationstätigkeit 477
—, Phototaxis 307
— und Sauerstoff 264
—, Wachstumsgeschwindigkeit 165
—, Zellhaut 99
— *alba* 475
— *arachnoidea* 475
— *media* 475
— *minima* 475
— *mirabilis* 205*. 475
— —, Chromatin 125
— —, Reservestoffe 134
Beizen 141
Belichtung, Einfluß auf Enzymbildung 301
Benthos 597
Benthosbakterien 598
Bergesgipfel, Standort von Bakterien 545
Bernsteinsäure bei Gärung 419
Berührungsreizbarkeit 312
Bestimmung von Bakterien 208 f.
Bestrahlung, Einfluß von 300
Beugungsscheibchen 42
Beunruhigung 310
Bewegungsorgane 140

Bewegungszentrum 144
Bieressigbakterien 440
Bipolare Keimung 178
Blätterextrakt, Wirkg. auf Nitritbildner 464
Blätterhaufen, Selbsterwärmung 554
Blaugrüne Algen, Einfluß auf Stickstoffbindung 507
Blauholzextrakt 141
Blepharoplast 143
Blutserum als Nährboden 363
Boden, jungfräulicher als Bakterienstandort 545
—, als Kultursubstrat 566
Bodenbakterien, vertikale Verbreitung 544
Bodeneigenschaften, physikalische 577
Bodenextrakt, Einfluß auf Nitrifikation 574
Bodenmüdigkeit 590
Bodenpassage 516
Bodenproben, Kultursubstrat zur Regeneration der Stickstoffbindung 513
Bodenzuckerung zur Förderung d. *Azotobacter* 582f.
Bodo edax 20*
Bonalweite 248
Brache 571
—, Stickstoffdüngung sparend 580
Brackwasser 601
Brunnenfaden 89
Brutschrank 61
Bukettstoffe b. Essiggärung 443
Bungesche Körnchen 132
Butter, Aroma 223f. 283
Buttergelb 132
Buttersäure, Kampfstoff 424
Buttersäuregärung 422f.

C.

Caesalpiniaceen 528
Caesiumsalze, Reizmittel 340
Calciumchlorid als Reizmittel 313
Cephalotrichinae 207
Chemosynthese 452
Chemotaxis 311ff.
Chinasäure als Nährstoff 363
Chitin 99
—, Zerlegung 385
Chitinase 385
Chlamydobakterien 188
Chlamydosporen 181
Chlamydothrix 202
Chlorcalcium als elektives Mittel 75
Chloroformwirkung 330
Chlorophyllfunktion ohne Chlorophyll 451
Cholerabakterien, elektive Züchtung 76
—, Plasmoptyse 182
Choleraerreger, Variabilität 214
Cholesterin 133
Cholin 351
Cholsäure, Löslichkeit der Zellhaut in 100
Chondriosomen 102
Chondromyces 199
— *apiculatus* 200*
— *aurantiacus* 201
— *crocatus* 200*
— *erectus* 200*
— *gracilipes* 200*
— *lichenicola* 200*
— *ruber*, Kern 126
— *serpens* 200*
Chromatiaceae 486
Chromatin, färb. Verhalten 129
Chromatinkörner 108. 121
Chromatium 485
—, Phototaxis 307
—, Sauerstoffstimmung 323
—, Schnelligkeit 140
—, Zellhaut 91
— *Weißii*, Berührungsreizbarkeit 312
— —, Chemotaxis 313. 314*
Chromatophoren 21. 105
Chromidialsystem 120
— während der Zellteilung 154
Chromiole 121
Chromosmiumessigsäure 113
Chromosomen 109. 116
Chroococcus turgidus 24*
Chrysamoeba radians 20*
Chymosin 428
Ciliaten 14
Cladothrix 203*
—, Verh. geg. Glykoside 436
Cladothrix, Plasmodesmen 160
—, Polarität 165
—, Schwärmer 180*
—, falsche Verzweigung 161*
—, Variab. d. Zellgröße 219
— *dichotoma* 203
— —, Entwicklung 184
— *natans* 162. 203
— —, Kernäquivalent 123
Clonothrix fusca 491. 492
Clostridium α—ε 512
— *Americanum* 512
— —, verarb. rac. Aminosäuren 370
— —, Mischkultur m. *Bact. fossicularum* 520
— —, Mischkultur m. *Bact. gelaticum* 519
— —, Förderung durch Sauerstoff 272
— *Pasteurianum* 509*. 510
— — in Symbiose m. Aerophilen 273
— —, Bedeutung für die Landwirtschaft 578ff.
— —, gedeiht ohne O_2 266
— —, Vergärung organ. Stoffe 511
— — im Wald 596
— *Wolhynicum* 512
Coccaceae 187f.
Conidiothrix 489. 492
Crenothrix, Manganspeicherung 497
— *polyspora* 180*. 203. 490. 492
— —, Zellenbau 89
Cumulo-nimbi 540
Cyanophyceen 24*. 25
Cysten 19
Cytoplasma 16. 107

D.

Dadhi 431
Darmcoli 222
Dauerpräparat, Milchsäuregärung 438
Denitrifikation 401
— in der Arktis 556
— im Boden 576
— im Meer 612
—, Energetik 406
—, Temperaturoptimum 578

Denitrifikation durch *Thiobacterium denitrificans* 472
Denitrifikationsgefahr 577
Desamidase 375
Desmobakterien 188. 202
Destill. Wasser, Bakterienflora 552
—, Wirkung 285
Desulfuration 407. 458
Devon, Bakterien im 39
Dextran 100
Dextrin 133
—, Nährstoff für *Azotobacter* 503
—, Reizmittel 313
Diaminosäure 105
Dictyostelium mucoroides 303
Diffuse Reizwirkung 306
Diffusionsgeschwindigkeit. Einfluß auf Giftwirkung 292
Diphterieerreger, Nukleoproteide 105
—, Reservestoffe 137
Dissimilation 18
—, d. fak. Anaeroben 392
—, d. Heterotrophen 388
Dissoziation, Einfluß auf Giftwirkung 291
Doppelfärbung 114. 121
—, Sporen 172
Doppelkokken 191
Dreiblattkolonie 65
Druck, osmotischer 82
Düngerbakterien 568
Düngerhaufen, Selbsterwärmung 568
Düngerverrottung 592
Dunkelfeldbeleuchtung 42
Dunkelstarre, Purpurbakterien 311
Durchfärbung 111
Durchlässigkeit, Regulation der 81
Durchlüftung des Bodens, Einfluß auf Bakterienzahl 568
Durchschnürung 156. 157
Durchwachsung von Wattepfropfen 55
Dysenteriebakterien, Wirkung der Kälte auf 255

E.

Eau de Javelle, Verh. des Öls zu 172
—, Verh. der Sporen zu 172
—, Löslichkeit d. Zellhaut 100
edaphisch 534. 557
Edestin 364
Einlang 169
Einpolig begeißelt 145
Einschlußmittel 113
Einzellkultur 55
Eis, leuchtendes 412
Eisen, Kreislauf des 492
—, Reizwirkung 357
—, Wirkung a. *Azotobacter* 505
Eisenbakterien 487 f.
Eisenhämatoxylin 113
Eisentanninbeize 141
Eiterzellen, Vorkommen in oder zwischen den 209
Eiweißbildende Bakterien 592
Eiweißfreie Nährlösungen 377
Eiweißkörper der Bakterien 105
—, Schwefelgehalt 352
Eiweißfäulnis 373
— im Meer 611
Ektoenzyme 370
Elaeagnus, Knöllchen 529
Elektion von Nährstoffen 386
— organ. Stoffe 368. 369
Elektive Kultur 75
Elektrische Entladungen, bilden organ. Stoffe 546
Elementaranalyse 344
Endoenzyme 370
Endogene Neubildung 180
Endophyten 616 f.
Endosporen, Resistenz geg. Gifte 290
Endprodukte der Atmung 376
Energetik der Atmung 398
Energie, mechanische beim Wachstum 162
Entfaltung der Geißeln 147
Entmischungsvorgang 101
Entwicklungsgang, Umschaltung des 185
Enzym 37. 370 f.
Enzymbildung, Veränderlichkeit der 221
Enzyme, Atmungsenzyme 393
— bei Nitrifikation 470
— bei *Thiobacterium* 474
Eosin befördert schädliche Lichtwirkung 300
Epiphyten 614
Erbeinheit 110
Erbmasse, fremde 52
Erbse, Wurzelhaar *521
—, Düngungsversuche *523
Erdboden, Auffrischung auf 220
Erdgeruch 385. 592
Erlenknöllchen 529
Ersatzenergiequelle 464
Erwärmung der Bakterienzelle 399
Essigbakterien, Lebensdauer im trockenen u. feuchten Zustand 280
—, Riesenkolonien 69
—, formative Wirkung der Temperatur 215
—, Verabreichung 532
—, Zellhaut 91
Essigsäure, Nährstoff f. *Azotobacter* 503
Essigsäuregärung 439
Euglena viridis 20*
Eupelagische Ablagerungen 604
Exine 172
Extramembranöses Protoplasma 100

F.

Fadenbakterien, Wachstum 160
—, Zellteilung 160
Fak. Anaerobe 262. 268
— —, Atmungsfiguren 323
Färbemethoden 111 f.
Farbstoffbildende Bakterien, Einfluß von Mgzufuhr 353
— —, geben Sauerstoff ab 273
Farbstoffbildung, Beeinflussg. durch Phosphate 351
Farbstoffe als Exkrete 137

Farbstoffe, fluoreszierende, als Kampfstoffe 299
Faulbrut der Bienen 625
Fäulnis, Definition 2 ff.
—, echte 5
Fäulniskraft des Bodens 564
Fett 131 ff.
—, bedingt Fadenbildung 216
— als Nährstoff 384
Fettfarbstoffe 132
Fettsäuren (a. Lezithin) 351
— als Nährstoffe 363, 367
Fettspaltung 384
Feuchtigkeitsgehalt, Einfl. auf Nitrifikation 573
Filtrierpapier, als Nährstoff 563
Fixieren, am Deckglas 111
Fixiermethoden 113
Flagellaten 19. 20*
—, endospore 20
—, Verwandtschaft m. Bakterien 244
Fleischbrühe, Wirkung auf *Azotobacter* 506
Fleischvergiftung 210. 233
Flexil 89. 150
Fontänenbewegung 320
Förderung durch Stoffwechselprodukte 297
Formol 113
Formolfuchsin 118
Fraktionierte Sterilisierung 177
Froschlaichbildung 93
Fresser 37
Frost, Beeinflussung d. Bakterienlebens 567
—, — von *Azotobacter* 587
Fuchsin 111
Fuselöl, Entstehung aus Aminosäuren 419

G.

Galle, Löslichkeit der Zellhaut in 100. 209
Gallen 521. 617
Gallertbildung 75
Gallerte, chem. Zusammensetzung 100
Gallerthülle 92. 93
— um Spore 170
Gallionella ferruginea 489. 492
Gallionella ferruginea, Bildung v. Rostbrocken 497
Galt, gelbe 426
Galvanotaxis 327
Gärungsenzym der Milchsäuregärung 438
Gärungserscheinungen 416 f.
Gärungsmilchsäure 437
Gasvakuolen 483
Gaswechsel 389
Geißelinfusorien 19
Geißeln, Dicke 146
—, Zahl, Verteilung 144 f.
Geißelrichtung während der Bewegung 147
Geißelschöpfe 146. 147
Geißelstarre durch Salzlösungen 285
— durch Sauerstoffentzug 275
Geißelzahl im Schopf 147
Geißelzöpfe 143
Gelase 383
Gelatine zur Isolierung der Bakterien 57
Gelose 383 f.
Genetischer Nährstoff 442
Geotaxis 325
Geschlechtlichkeit b. Bakterien 175
Geschmackssinn 333
Geselligkeitstrieb 327
Getreidekörner, Hitzeresistenz 261
Gießplattenmethode 57
Gifte, Akkommodation an 291
—, Einfluß auf Farbstoffbildung 227
—, als Reizstoffe 288. 590
Giftwirkungen 290
Gingerbeer 94
Gipsplatten als Substrat 564
Glasfäden (zur Abhaltung von Druck) 79
Glasgefäße, Löslichkeit 354. 551
Glaskapillare bei chemotakt. Versuchen 312
Globulin 105
— als Nährstoffe 361
Glukosamin 385
Glutaminsäure, d- u. l- 369
Glyzerin bei Gärung 419
— bei Plasmolyse 87
Glyzerinphosphorsäure 351
Glykogen 133
Glykogen bei *Azotobacter* 502
Glykoside 436
Grahamland 556
Gramsche Färbung 112
— zur Unterscheidung der Milchsäurebakterien 425 f.
Granulobacter 422
— *pectinovorum* 382
Granulose 133
Graskoli 222
Größe der Bakterien 40 ff.
Grundstoffe, unerläßliche 346
Gründüngung 575
Grundwasser 545
Grüne Bazillen 174
— Bakterien 107
Guano, als Stickstoffdünger 578
Gummi 95. 382

H.

Hafer, Wachstum im gezuckerten Boden 583*
—, — im sterilen Boden 593
halbdurchlässig 81
Halibacterium 284
Hallenser Versuchsfeld 580
halophil 284
Halophyten 284
Hämolysin 209
Hanfrotte 370. 381
Haplobakterien 188
Häringsdedoktgelatine 539
Harnstoff als Nährstoff 361. 362
— bei Plasmolyse 87
—, Wirkung auf Nitratbildner 468
—, Zwischenprodukt beim Zyanamidabbau 589
Harnstoffvergärung 445
Hefe, reißt Sauerstoff an sich 277
Hellfeldbeleuchtung 41
Hemipelagische Ablagerungen 603
Hemmungswert von Giften 288
herbivor 577
Heterantagonismus 294
Heterotroph 347
Heubazillen, falsche 184

Heubazillus 74
—, Entwicklung 183
—, Variabilität 214
Heuhaufen, Standort für Thermophile 251. 552
Hexosen 378
Heyden, Nährstoff 562
Hillhousia 126. 205. 476
Hitzeresistenz von Endosporen 257 ff.
—, Ursache 259 f.
Hochmoore 594
Hoch-zeit 36
Hofdünger 569
Holzstoff 381
Homogenes Medium 336
Hormogonien 204
Humus, künstlicher 504
—, Bedeutung 542
Humussäure, Nährstoff für Urobakterien 447
Humusstoffe, Wirkung auf *Azotobacter* 507 f.
Hydrogel 101
Hydrogenomonas flava 456 f.
— *ritrea* 456 f.
hydrophil 281
Hydrosol 101
Hygrophil 281
Hyphe 27

I. J.

Jenaer Glas, Zn-haltig 357
Impfung mit *Azotobacter* 587
— mit Knöllchenbakterien 588
Indikan 436
Individuelle Differenzen in der Widerstandskraft gegen Erwärmung 256
Indol 374
Indolnachweis 209
Indolphenolblau 132
Infus 2
Infusorien als Bakterienfresser 302
Inhomogenes Medium 336
Intine 172
Intramolekulare Atmung 390
—, Verkettung mit Sauerstoffatmung 391
Intussuszeption 154
Involution 194
Jodkalium zum Nachweis der salpetrigen Säure 401
Jodlösung, Bläuung d. Zellhaut durch 91
Iogen 133
Irrlichter 351
Isantagonismus 294
Jugendform, fixierte 242. 246

K.

Kahmhaut 2. 96
Kahmhefe, Mischzucht mit *Bact. casei* 223
Kahmhefen 441
Kalilauge, Löslichkeit der Zellhaut in 100
Kalium, Absorption im Boden 356
—, chlorsaures 339
—, nicht vertretbar durch Ammon, Li, Na 355
—, vertretbar durch Rubidium und Caesium 355
—, notwendig zur Ernährung 353 f.
Kaliumbichromat als Stimulans 289. 591
Kalkstickstoff 5~9
Kalkung des Bodens 579
Kalorimeter 399
Kalziumchlorid, doppelte Reizwertigkeit 337
Kammerung 163
Kampfstoffe bei Gärung 417
Kapsel 94
Kardinalpunkte 8
— der Temperatur 247 f.
Karmin, Kernfarbstoff 108
Karnivor 377
Kartoffeln, Auffrischung auf 220
—, Kolonien auf 70
—, Regeneration d. Sporenbildung auf 235
Kartoffelbazillus, roter; Tötungszeiten der Sporen bei supramaximalen Temperaturen 261
Käse, Bakterienkolonien in 71
Kasein 428
Katalase 407
Kaulquappendarmbazillen 174
Kefir 429
Keimgehalt der Luft 541
Keimgrenze u. Wolkenhöhe 540
Keimstäbchen 178
Keimung, bipolare 178
—, laterale, polare, äquatoriale 177
—, schiefe 178
—, *Bac. anthracis* 178
—, *Bac. inflatus* 178
—, *Bac. subtilis* 178
—, *Bac. ventriculus* 178
Kern 16
—, während der Zellteilung 154
Kernfigur, achromatische 109
Kerngerüst 108
Kernlosigkeit der Bakterien 117
Kernteilung 109
Kettenkokkenform, abh. v. Lebensbedingungen 216
Kieler Bucht, Bakterienflora 601—603
Kieselsäure, Wirkung auf *Azotobacter* 595
Kinderkot 399
Klee 524
Kleemüdigkeit 590
Klimatische Bedingungen 535
Knallgaskatalyse 453
Knöllchenbakterien 521 ff.
—, Artverschiedenheit 527 f.
—, Beziehung zum Sauerstoff 524
—, systemat. Stellung 528
—, Verh z. Temperatur 528
—, Züchtung in Reinkultur 524
Knöpfchen 67
Koeffizient, ökonom. 414
Kohle, bakt. Oxydation 348
Kohlehydrate als Reservestoffe 133
— als Nährstoffe 362
Kohlenoxyd 460
Kohlensäure, lockt Bakterienfresser an 341
—, löst Schreckbewegung aus 317
—, Wirkung der 276
Kohlensäurebildung 389
—, Aerober ohne O_2 391

Kohlensäurebildung durch Bodenbakterien 571
Kohlensäuremethode 562. 592
Kohlenschliffe, Bakterien in 459
Kohlenstoffbakterien 411
Kohlenstoffbedarf 348
Kohlenstoff-Peptonbakterien 411
Kohlenstoffverbindungen 361
—, gute und schlechte 367
Kohlhernie 304
Kokain 339
Kokken, wasserstoffoxydierende 455
Kollagen 361
Kolloid 81. 101
Kolloidale Lösung 101
Kolonien, aufgelagerte 63
—, Aussehen bei *B. coli* 223
—, Bakterien- 56
—, bewegliche 153
—, eingesenkte 63
—, makroskopischer Anblick 61 ff. 210
—, saturnusförmige 65. 66
—, sekundäre 67
—, sekundäre des *Bact. coli mutabile* 229
Koloniebildung, fruktifikative 97
—, ökol. Bedeutung 97
Konzentrationsschwankungen, Empfindlichkeit dagegen 88
Konidien der Bakterien 181
—, *Crenothrix* 181
— der Pilze 28
—, *Thiothrix* 181
Konsortium 273
Kontraktion der Geißeln 149
— des Protoplasmas 80
Kontrolle, mikroskopische 59
Koordination der Geißelbewegung 148
Kopfschimmel 28
Korkstoff 381
Körnchen, rote 126
Kosmopolitische Bakterien 556
Kotbakterien 76
Krankfärbung 115
Kreatinin in Bakterienkulturen 210
Kresylblau 130
Kriechbewegung 150 f.
Kristalloid 81
Krümelstruktur 570
Kuhkot, Bakterienflora 568
Kultur, elektive 75
Kulturessigbakterien 440 f.
Kumys 430
Kupfersulfat, Einfluß auf Farbstoffbildung 227
—, Reizwirkung 591

L.

Labenzym 428
Labmagen, Flora 437
Lamprocystaceae 486
Latentes Leben infolge von Wasserentzug 279
Laterale Begeißelung 145
— Keimung 177
Laubstreu, *Azotobacter* in 587
Launenhaftigkeit 311
Lävulose 100
Lathyrus maritimus 600
— *silvestris* 522*
Lebendfärbung 115
Lebensbedingungen, allgemeine 247 ff.
Leguminosen, Verhältnis zu den Knöllchenbakterien 528
Leguminosenzucht, Bedeutung 587
Lein, Wachstum im sterilen Boden 593
Leptomonas muscae 20*
Leptothrix 202*. 551
— *ochracea* 203. 488 f.
— *sideropous* 488. 492
— *sulfurea* 482
Leuchtbakterien 383. 408 f.
—, orthopsychrophil 250
— als Reagens auf freien Sauerstoff 278
—, Schädigung durch Wasser und Kochsalz 287
—, Salzbedürfnis 284. 358
Leuconostoc 100
— *mesenterioides* 93. 96. 98. 425
Leuzin, d- und l- 369
Lezithin 350
Licht, Verstärkung d. Giftigkeit fluoreszierender Stoffe durch 300
Lichtfalle 309
Lichtgefälle 307
Lichtgrün-Safranin, Doppelfärbung 121
Lichtwechsel 306
Liebstöckel 622
Linien, reine 52 f.
Linin 108
Linksrotation der Zelle 149
Linksmilchsäure 438
Linksweinsäure 369
Linsenform 64
Lipase 384
Lipobacter 384
Lipoide 112. 133
Lithiumsalze, formative Wirkung 214 f.
Litorale Ablagerungen 599
lophotrich 145
Löslichkeit, auswählende 292
Lösung, ausgeglichene 285
Lösungsmittel, Einfluß auf Giftwirkung 291
Luftblasen als Sauerstoffquelle 321
Luftkeime 9. 537 f.
Luftströmungen, aufsteigende 541
Luftreinigung durch *B. oligocarbophilum* 543
Luftzutritt, Einfluß auf Denitrifikation 405
Lysine 209

M.

Magen-Darmkanal, Flora 437
Magnesium, Bestandteil des Chlorophyllfarbstoffs 358
Magnesium, unentbehrlich zur Ernährung 353
Magnesiumchlorid, formative Wirkung 215
— als Reizmittel 313
Maische, Säuerung der 75
Maltafieber, Erreger des 214
Manganhydroxyd, Einlagerung 492. 496 f.
Manganpepton 494
Manganspeicherung 497
Mangrovesümpfe 555

Mannit, Nährstoff für *Azotobacter* 503
Maul- und Klauenseuche 41
Mazun 430
Medicago, Hitzeresistenz d. Samen 262
Meer, Produktionskraft 597
Meeresbakterien 597 ff.
—, mangelnde Chemotaxis 312
—, Salzbedürfnis 358
Meeresmikroben, Abstammung der Bakterien von 287
Mehlkoli 222
Melassen, Gärung 449
Membran, undulierende 152
Meningokokken, Zellhaut 90
Mesophile Bakterien 252
Mesosaprobien 550
Metabiose 37
— im Wasserleitungswasser 551
— in Milch 435
Metachromasie 130
Methan 459
—, Entstehung 459. 601
Methodik, bodenbakteriologische 560
Methylenazur 130
Methylenblau, Kernfärbung 117
—, Lebendfärbung 115
—, Reagens auf freien Sauerstoff 277
— zur Volutinfärbung 130
Methylgrün, Kernfarbstoff 108
Methylviolett 111
Merkaptan 353
Merkmale, Veränderlichkeit der 213
Micrococcus 189
— *agilis* 274
— *aqueus* 552
— *candicans* 73*. 191
— *citreus* 274
— *cystipocus* 97
— *denitrificans* 403
— *flavus* 73*
— *gonorrhoeae* 191
— *intracellularis* 191
— *lactis acidi* 428
— *phosphoreus* 409
— *pyogenes* 191. 428
— —, Wirkg. der Kälte 255
Micrococcus sulfureus 517
Mikroaerophil 265
Mikroaerophilie, bei Denitrifikationsbakterien 406
Mikrosomen 16. 102
Mikrospektrum 310. 323*
Milchbakterien, peptonisierende 211
Milchsäure als Kampfstoff 435
—, Nährstoff f. *Azotobacter* 503
—, stereoisomere Modifikation 437
—, Zwischenprodukt bei alkoholischer Gärung 419
Milchsäurebakterien, aerophobe, gefördert durch Sauerstoffspuren 273
— in Butter, Beeinflussung durch Salz 283
—, Gramsche Färbung 112
—, Resistenz geg. Trockenheit 280
—, Stimulierung durch Gifte 288
Milchsäuregärung 424 f.
Milchschimmel 434
Milchzucker, Verh. d. *Bact. coli mutabile* zum 229 f.
Milzbrandbazillus s. *B. anthracis*.
Milzbrandsporen, Resistenz gegen Trockenheit 280
Mineralisierung während d. Brache 570
Mischkolonie 58
Mischkulturen aerophober und aerophiler Bakterien 273
Mistbakterien 568
Modifikation 227
Möhren, Auffrischung auf 220
Molkeneiweiß 428
monotrich 145
Moorboden 594
Morphin, Wirkung auf Geißelgestalt 148
Mucin 100
Multivore Spaltpilze 317
Mutation 228. 326
— bei Bakterien, Vergleich mit der M. höherer Pflanzen 217
Mycel 27
Mycobacteriaceae 188 196
Mycobacterium phlei 197
— *tuberculosis* 197*
— —, thermophil 250
Mykorrhiza 529 f.
Myrmecodia 618
Myxobacteriaceae 188
Myxobakterien s. Schleimbakterien.
Myxobakterien 199. 200*
—, Bewegung 151
—, Zellteilung 156
Myxobakterienschwärmer 327
Myxobakteriensporen, Resistenz 179
Myxococcus 199
— *clavatus* 200*
— *digitatus* 200*
— *ruber*, Kern 126
— —, Sporenbildung 179*
— —, Sporenkeimung 179*
— —, Zellteilung 156*
— *rubescens*, mesophile 252
— —, Modifikationen und Mutationen 228
— *virescens*, Modifikationen und Mutationen 228

N.

Nachkeimung 176 178
Nährlösung, elektive 75
Nährsalze, Einfluß auf Kohlensäureproduktion im Boden 562
Nährstoff 344
—, Heyden 562. 564
Nahrungsaufnahme, pflanzliche 17
—, tierische 17
Narcotica 330 f.
Naphtolblau 132
Natrium, taurocholsaures 209
Neapler Golf, Bakterienflora 602. 603
Negative Plattenkultur 463
Nekton 597
Nervöse Individuen bei Purpurbakterien 311
Neubildung, endogene 180
Neutralrot 130
Niederungsmoore 594
Nitrat-Kohlenstoffbakterien 368

Nitrifikation 460 f.
— im Acker 573
— in der Arktis 556
— auf Bergesgipfeln 545 f.
— im epiphyt. Boden 547
— im Meer 470. 600. 602
— in *Myrmecodia* 619
— in der Natur 470
— im Wald 596
Nitrifikationskraft des Bodens 564
Nitrifizierende Bakterien, vertikale Verbreitung 575
Nitritbildner, Morphologie 465
Nitrobacter 207
— im Meer 600. 602
Nitrobakterien 412 f. 466
Nitrosococcus 466
Nitrosomonas 206
— im Meer 600. 602
— *javanensis* 460
— *europaea* 465
Nodophyllum ferrugineum 490. 492
Nomenklatur, binäre 34
Nukleus 16
Nukleinsäure 129
Nukleoproteide 105
— im Kern 111

O.

obligat anaerob 268
Oidien 246
Oidium lactis 434. 436
Omnivore Spaltpilze 368
Organisation 102
Organisationsmerkmal 186
Organische Stoffe erhöhen Bakterienzahl im Boden 566
—, Wirkung auf d. Nitratbildner 467
— —, Wirkung auf Nitrifikation im Boden 574
— —, Wirkung auf Nitritbakterien 464
Organstückchen entziehen Sauerstoff 277
Optimum des Sauerstoffgehalts für Anaerobe 273
Orléansverfahren 440
Orthopsychrophile Bakterien 250
Orthothermophile Bakterien 250 251. 553 ff.
Oscillatoria limosa 24*
Osmotaxis 324 f.
Osmotischer Druck 82. 84 f.
Osmotische Saugung 82
— Wirkung des Mediums, Einfluß aufs Bakterienleben 282
Oxalate, Nährstoffe f. Urobakterien 446
Oxalsäure bei Bakteriosen 622
Oxalsaure Salze als Nährstoffe 367
Oxydasen 372. 394
Oxydation, postmortale 394
Oxylobacteriaceae 207
Oxygenotaxis 317
Ozon 301

P.

Paracloster 168
Paraffinverschluß 71
Parakasein 428
Paramaccium 14*
Paraplectum 168
paratroph 348
Paratyphus 210
Pasteurisierung 177
Pediococcus 189. 190
— *acidi lactici* 437
Pektinase 382
Pektinstoffe 99
—, untauglich für *Azotobacter* 503
Pektinvergärer und *Azotobacter* 591
Pektinzersetzung 381 f.
Pektinzerstörer = *Bac. amylobacter* 513
Pellikula 19
— bei Myxobakterien 89
Penicillium, echte Verzweigung 161*
Pentosen 105. 378
—, Nährstoffe für denitr. Bakterien 403
peptolytisch 374
Peptonbakterien 368
Peptone als Nährstoffe 362. 364
Peptonisierende Labbakterien 428
Peptonkohlenstoffbakterien 368
Periodizität im Bakterienleben 537
peritrich begeißelt 145
Peritrichinae 207
Peroxydase 407
Perzeption und Reaktion, Trennung 329
Pestbakterien, Polfärbung 134
Petrischale 56
Pferdemistdekokt, Wirkung auf Nitritbildner 464
pflanzliche Nahrungsaufnahme 18
Phoboacrotaxis 324
Phobochemotaxis 315
Phobophototaxis 309
Phosphat, Beeinflussung der Farbstoffbildung 351
Phosphate als Reizmittel 313
— reizen *Bac. Z* in saurer Lösung 338
Phosphatide 133. 350
Phosphor 350
Photobacterium javanense 207
—, Temperaturansprüche 254
Photogen 412
Photosynthese 452
Phototaxis 306 ff. 549
— der Purpurbakterien 307
— der Wasserbakterien 307
Phragmidiothrix multiseptata 162. 203. 600
Phytin, Phosphorquelle 351
Phytosterin 113
Pigmentbildung bei *Azotobacter* 501
Pilze 25
Pinselschimmel 27*
Plankton 597
Planktonbakterien 605 f.
—, chitinlösende 610
—, denitrifizierende 610
Planobacillus 193
Planobacterium 193
Planosarcina 190
— *ureae* 146* 445. 446*
Plasmodesmen 160
Plasmodiophora Brassicae, Symbiose mit Bakterien 304

Plasmolyse 83*
—, Rückgang 86 f.
Plasmoptyse 182
Plasmosomen 102
Plastochondrien 102
Platinschwamm 461
Plattenguß 58
Plattenkultur 62
—, negative 463
Plectonema Wollei 24*
Plectridium foetidum, Anpassung an Luft 271
— *pectinovorum* 382
Pleurococcus vulgaris 22*
Podocarpus, Mykorrhiza 530
Pökelsalz, osmotische Leistung 282
Polare Begeißelung 145
— Keimung 177
Pneumokokken, Zellhaut 90
Pneumoniekokkenkultur 72*
Polarität 21. 164
— innerhalb reiner Linien 164
Polfärbung 134
Polkörner 134. 144
Polyangium 199
— *primigenium* 200*
— *sorediatum* 200*
Polysaccharide 134
Polysaprobien 550
Porzellanfilter 41
Postmortale Oxydation 394
Präparationsplasmolyse 85
Preßhefe 433
Primäre Bakterienflora in Wasserleitung 551
Probien 43
Propionsäure 397
— bei Buttersäuregärung 424
—, Nährstoff f. *Azotobacter* 503
Propylalkohol, Bildung 422
Pros-chemotaxis 314*
Proteine als Nährstoffe 361
proteolytisch 374
Protoplasma 15
—, extramembranöses 100
prototroph 348
psammophil 600
Pseudokapseln 94
Pseudomonas [1]) 193
Pseudomonas aromatica 436
— *campestris* 381. 621
— *carotae* 223 f.
— —, Kälte liebend 250
— *destructans* 621
— *Italica* 409
— *Levistici* 623
— *javanica* 207
— *lucifer* 409
— *methanica* 460
— *pyocyanea* 194
— *termo* 194
Psychrophile Bakterien 250 f.
Psychrotolerant 252
Pulverisierung von Arten 226
Purinbasen 105
Purpurbakterien 482
—, Aerotaxis 317
—, Atmungsfiguren 322
Pyozyanase 295
Pyrogallussäure 72. 277. 278
Pyrophosphate 351

1) Vgl. auch *Bacterium*.

Q.

Quästchen an Bakterienniveaus 319
Quecksilberchlorid, beschleunigt Bewegung 288
Quellenbewohner, *Thiothrix* 479
Quellungsdruck 89
Querwandanlage 119

R.

Radiumstrahlen 301
Raffinose 378
—, Verh. von Paratyphusbakterien 233
Rahm, Ranzigwerden 385
Raseneisenerzlager 497
Rauschbrandbazillus 395
razemisch 369
Reaktion, chemische der Nährlösung 29. 350
— u. Perzeption, Trennung 329
Rechtsmilchsäure 438
Rechtsrotation der Geißel 149
Rechtsweinsäure 369
Reducibacteriaceae 207
Regulation der Durchlässigkeit 81
— des Turgors 87
Reinkultur 50 ff.
Reinwasserzone 551
Reinzucht, natürliche 76
Reizbarkeit, phobische 309
—, strophische 308
—, tropische 308
Reizbewegungen 305 ff.
Reizgesetz, Webersches 334
Reizkette 329
Reizmittel (Atmung) 389
Reizschwelle 314
—, Verschiebung 338
Reizstoffe 357
Reizwertigkeit 336 f.
—, doppelte 337
Rhamnose, Verh. d. *Bact. typhi* 233
Rhodobacteriaceae 188
Rhodobacterium 196. 487
— *capsulatum* 485
— *palustre* 485
Rhodobakterien s. Purpurbakterien.
Rhodocapsaceae 487
Rhodococcus 487
— *capsulatus* 486*
Rhodocystis 487
— *gelatinosa* 486*
Rhodonostoc 487
Rhodospirillum 487
— *photometricum* 308*
— *giganteum*, Sauerstoffstimmung 323
Rhodothece rendens 483*. 484
Rhodovibrio 487
Riesenkolonie 69
Riesenwuchsformen 215
Rindenschicht 126
Rohrzucker, Verh. d. *Bact. imperfectum* zum 230
Rothamsted 581
Rotte 382
Rüben, Kolonien auf 70
Rübenäcker 594
Rubidiumsalze, Reizmittel 340
Rückgang der Plasmolyse 86
Rückzugsbewegung 509
Ruhegestalt der Geißel 148
Rutheniumrot 118

S.

Saatwicke 525
Saccharobacillus berolinensis 434
Saccharomyces cerevisiae I 418*. 419*
Safranin-Lichtgrün, Doppelfärbung 121
Salpetrige Säuren, Nachweis mit Jodkalium 401
Salpetrigsaure Salze als Nährstoffe 366
Salpeterhütten 461
Salpeterreduktion 401
Salzbedürfnis höherer Pflanzen 358
Salze, Wirkung a. Ammonbildung durch *Bac. subtilis* 286
Salzmilch 411
Salzwirkung, spezifische 285
Salvarsan als Stimulans 289. 591
Samen höherer Pflanzen, Lebensdauer im trockenen Zustand 281
Samojedenhalbinsel 556
Sanddorn, Knöllchen 529
saprotroph 348
Sarcina 189. 190
— *aurantiaca* 191
— *Hamaguchiae* 283
— *methanica* 459
— *pulmonum* 191
— *tetragena* 94*. 293. 298
— *ureae* 191
— Verh. gegen Hitze 258
— —, Reservestoffe 137
— —, Sporenhaut 172
— —, Sporenhülle 171
— —, Wärmeresistenz 255
— —, Zellhaut, löslich in Eau de Javelle 100
Sarzinaform, Abh. von Ernährung 216
Sarcinastrum Urosporae 190. 616
Saubohne 527
Sauerbrut 625
Sauerstoff, aktiver 301
—, locker gebundener 274
—, schädlich f. Wasserstoffbakterien 456
Sauerstoffausschluß, Technik des 276
Sauerstoffbedarf d. Schwefelbakterien 480
—, Einfluß auf Beweglichkeit der Purpurbakterien 310
—, — a. Orthothermophile 555
Sauerstoffbombe 276
Sauerstoffkonzentration, Abhängigkeit der Bakterien von 267f.
Sauerstoffentzug 275
Sauerstofflatitude 265
— der Sporenbildung 275
Sauerstofflieferanten, grüne Pflanzen als 48
Sauerstoffspuren, fördernde Wirkung 272
Sauerstoffstimmung, Purpurbakterien 323
Sauerstoffverbrauch 389
Säuglingsstuhl, Flora 437
Saugung, osmotische 82
Sauerteig 433
Säuerung der Essig-Maischen 444
— der Nährlösung 366
Sauerkrautgärung 433
Saure Böden, Nitrifikation 470
Säurebildung 70*
— bei Atmung 397
Säurefestigkeit 112
— des Volutins 129
Schaumgärung 449
Schattenfigur von *Rhodospirillum* 308*
Scheide, Wachstum 161
Scheidenbildung 96
Schelfablagerungen 599
Schicht, hohe 62
Schiefe Keimung 178
Schimmelpilze 26
Schimmelpilzsporen in Luft 539
Schizophyten 243
Schlamm, Bakterienstandort 545
Schlauch 26
Schlauchfrucht 26
Schlauchpilze 26
—, Verwandtschaft m Bakterien 245
Schlauchspore 26
Schleim 94
Schleimbakterien, Auffrischung auf Kartoffelagar 220
Schleimbildung, Variabilität 223
Schleimgärung 449
Schleimpilze, Bez. der Bakterien zu den 302
Schleimwallkolonien 210. 233
Schlickablagerungen 600
Schneckenklee s. *Medicago.*
Schnellessigfabrik 441
Schreck 317
Schüttelkultur 230
Schwächung durch Belichtung 301
— d. Röntgenstrahlen 301
Schwärmerbildung b. *Leptothrix* 181
— bei *Cladothrix* 181
Schwärmspore 23
— der Bakterien 181
Schwarzfäule des Kohls 620
Schwebekörperchen 483
Schwefel 351
—, intrazellulärer 472. 477
—, Kreislauf 474
—, Reduktion von 353
Schwefelbakterien 472f.
—, Vorkommen in d. Natur 480
Schwefelentzug, Wirkung 352
Schwefelkohlenstoff als Stimulans 289. 590
Schwefelthermen 481
Schwefelverbindung, Umsetzung 352
Schwefelwasserstoff, Abspaltung aus Eiweißkörpern 352
—, Einfluß auf Beweglichkeit der Purpurbakterien 310
—, Reizmittel 313
Schwefelwasserstoffabspaltung aus Albumosen 353
Schwellenwert 314
Sechsblattkolonie 65
Seewasserbakterien, Osmotaxis 325
Seidenpapierhaut 440
Sekundäre Flora in Wasserleitungen 551

Sekundäre Kolonien, Veränder. der Sporengröße 217
Selbstbefruchtung 175
Semiclostridium 168
— *citreum* 211
— *commune* 211
— *flavum* 211
— *rubrum* 211
Semiklostridien 93
—, psychrotolerant 252
—, Resistenz gegen Hitze 257
semipermeabel 81
Semmelform 159
Senf, Wachstum im sterilisierten Boden 593
Sensenförmige Bakterien 481
Sensibilität der Bakterien, verglichen mit der des Menschen 339
Seradella 527
Sexualität bei Bakterien 175
Siderocapsa 207. 487. 492
— *maior* 488
— *Treubii* 488
Sinne 328
Sippe 224
Skatol 373
Snow Hill 539
Sojabohne 526
—sauce 282
Sorbit 444
Spaltalgen 24*. 25
—pilze 33
Spaltung der Zelle 33
Spezialisten, ernährungsphysiologische 367
Sphaerotilus natans 548. 550
Spirillaceae 188. 194
Spirillen, Osmotaxis 325
—typus bei *Bact. Stutzeri* 406
— bei *Thiobacterium thioparum* 479
Spirillum 194. 195*
—, Verzweigung 215
— *a* Geotaxis 326
— *b* Geotaxis 326
— *colossus* 40. 195
— *giganteum*, Kernband 122
— *parvum* 40. 41
— *rubrum* 484
— —, Angewöhnung an verschied. O_2spannung 271
Spirillum rubrum, Aufhebung der Reizbarkeit durch Nitrate 333
— —, Folge des O_2 entzugs 263
— —, Kardinalpunkte des Sauerstoffzutritts 268
— —, nicht plasmolysierbar 88
— —, Reizbarkeit 338
— —, — durch Chloride und Sulfate 336
— —, wärmetolerant 252
— —, Wirkung erhöhter Temperatur 255
— *sputigenum* 193. 624
— *tenue* 195. 274
— —, Spirillentypus 321. 322*
— *volutans* 40. 135*. 195
— —, Chromidien 121
— —, Geißeldicke 142. 146
— —, Geißellänge 142
— —, Kardinalpunkte des Sauerstoffzutritts 268
— —, Reservestoffe 136
— —, Teilungsgröße 163
— —, Trennung nach Teilung 158
— —, Volutin 129
— —, wärmetolerant 252
— —, ohne Zellhaut 183
— *undula* 139. 195. 274
— —, Berührungsreizbarkeit 312
— —, Chemotaxis 313. 315
— —, Trennung von Perzeption u. Reaktion 331
— —, plasmolysierbar 88
— —, Präparationsplasmolyse 86*
— *minor* 132
Spirochaete Obermeieri 152*
Spirogyra 82*
Spirophyllum ferrugineum 490. 492
— —, Autotrophie 498
Spirosoma 194
— *ferrugineum* 489. 492
Spirulina maior 24*
Spitzenwachstum 27
Sporen 280
—, Doppelfärbung 172
—, Lebensdauer im trockenen Zustand 280f.
—, Ruhezeit 177
Sporenanlage 170
Sporenbildung bei *Bac. sporonema* 171
—, Bedingungen 166
— bei Flagellaten 20
— bei Pilzen 28
—, Verbrauch v. Reservestoffen bei 170f.
—, Temperaturintervall 253
—, Verlust der 235
Sporengröße 172
— in sek. Kolonien 217
—, Steigerung durch Bodenpassage 217
Sporenhaut, Einfluß a. Hitzeresistenz 259f.
Sporenhülle, konstantes Merkmal? 219
Sporenkeimung 177f.
Sporenmutterzelle, Beweglichkeit 171
Sprayapparat 57
Sproßpilze 26
Sprühplattenmethode 57. 62
Sprungweise Variation 233
Staphylococcus pyogenes, Modifikationen u. Mutationen 228
— — *aureus* 65*. 297
Staphylokokken, Futter für Amöben 302
Stärke 133
Stärkekrankheit 137
Steckrübengeschmack 224
Sterilisierung, fraktionierende 177
Stichkultur 71
Stickoxyd 402ff.
Stickoxydul 402ff.
—, Spaltung 458
Stickstoffautotrophie 362. 366
Stickstoffbedarf 349
Stickstoffbindung 499ff.
— im Acker 580. 581
— auf Bergesgipfeln 545f.
—, Chemismus 508 511
—, Abh. v. Sauerstoffspannung 516
— durch *Azotobacter* 503
— — *Clostridium Past.* 510
— — *Bac. amylobacter* 510f.
— — — *asterosporus* 518
— — *Bact. Krakataui* 517
— — *Micr. sulfureus* 517

Stickstoffbindung durch *Bac. malabarensis* 517
— — Thermophile 518
— — Knöllchenbakterien 524
— — durch Pilze 520
Stickstoffbindungskraft des Bodens 564
Stickstoffdünger, Verbrauch 578
Stickstoffentbindung s. Denitrifikation.
Stickstoffentbindungskraft des Bodens 564
Stickstoffixierende Bakterien 49
Stickstoffgehalt d. Humusbodens 593
Stickstoffheterotrophie 361 f.
Stickstoffkalk 589
Stickstoffprototrophie 499 ff.
Stickstoffverbindungen 361
Stickstoffverluste bei Nitrifikation 471
Stickstoffzufuhr, Einfl. auf Aufschl. des Bodens 572
Stimmungsänderungen 338
Stoffwechsel, abh. v. Standort 544
Strahlen, ultraviolette 300
Strandablagerungen 599
Strichkultur 71
Strömungserscheinungen 102
Streptobacillus Dadhi 431
— *Lebeni* 431
Streptococcus 189. 190
— *acidi lactici* 426
— *apis* 426. 434. 625
— *Hollandicus* 431
— *lacticus* 426
— *lanceolatus* 189
— *mucosus*, Kolonieform 62
— *pyogenes* 426
Streptokokken, Beeinfluss. der Gestalt 214
—, Verh. gegen Kohlehydrate 398
—, Zellhaut 99
Streptothrix 198
— *odorifera* 385. 592
Subbakterien 43 ff.
Submikroben 43 ff.
Submikronen 42
Sublimat, Einfluß a Farbstoffbildung 227
—, Gewöhnung an 291
—, Unempfindlichkeit 340
Sublimateisessig 113
Sublimat-Kaliumbichromat 121
Sublimatplatinchloridessigsäure 121
Sukzedane Entstehung der Zellwand 155
Sudan III 132
Sulfate als Reizmittel 313
Sumpfgas 459
— bei anaerober Atmung 393
Supramaximale Temperatur 254
Symbiose 23
—, hereditäre 618
Synechocystis aquatilis 24*
System 186

T.

Taumellolch 520
Taurocholate, Löslichkeit der Zellhaut in 100
Teiggärung 432
Teilungsgröße 162 f.
Temperatur 247
—, *Azotobacter* 504
—, Einfluß auf Farbstoffbildung 226
— und Giftwirkung 292
—, Resistenz der Sporen gegen hohe 220
—, supramaximale 254
—, ultramaximale 254
—, Einfluß sehr niedriger 254
Temperaturansprüche der Essigbakterien 440
Temperaturgrenzen d. Bakterienlebens 249
— des Nitratbildners 469
— des Nitritbildners 465
— des Wachstums höherer Gewächse 261
Temperaturintervall 249
— der Sporenbildung 253
Temperaturoptimum der Essigbakterien 249
— d. Nitrifikation im Boden 573
—, Verschiebung 249
Teratologische Formen 194
Tetanuserreger 395
Themsewasser, Wirkung a. *Bact. coli* und *typhi* 294
Thermen als Bakterienstandorte 251
—, Eisenbakterien in Thermen 496
—, Schwefelbakterien in Thermen 481 f.
Thermobacterium Zeidleri 442
thermolabil 294
Thermophile Arten, Abtötung durch Temperatur 255
— Bakterien 250 f.
— Bazillen auf Java, Beziehungen z. Temperatur 257
— Bakterien binden Stickstoff 518
Thermostat 61
thermotolerant 252
Thiobacterium denitrificans 472
— *thioparum* 472. 473
Thiocapsaceae 486
Thionin 130
Thiopediaceae 486
Thiophysa 476
— *volutans* 205
— —, Chromatin 125
—, Zellhaut 91. 99
Thioploca Schmidtii 475
Thiorhodaceae 483. 486
Thiospirillum Winogradskyi 476
Thiothrix 204. 476. 477. 478. 479
—, Konidien 181
—, Konidienablösung 151
—, *nivea* 475
—, Oxydationstätigkeit 477
—, Spitzenwachstum 160
— *tenuis* 475
— *tenuissima* 475
Tiefenkolonien 64 ff.
—, sekundäre 68
Tiefseebakterien 604 ff.
Tiefstalldünger 569
Tierexperiment 209
Tierische Nahrungsaufnahme 17
Timotheebazillus 113

Tokyo, Bakterienmenge in der Luft in T. 539
Toluol 10
Torf, Einfluß auf Nitrifikation 574
Totengräber der Natur 46
Tötungswert von Giften 288
Tötungszeit von Sporen 257 ff.
Toxine 622
Transgressive Variabilität 218
Traubenkokken 191
Traubenzucker bedingt Fadenbildung 216
Trichobakterien 188
Trichterbewegung 139
Trimethylaminbildung 460
Trockenheit, physiologische 282
Trockenschrank 56
Trockensubstanz 345
Tröpfchenkultur 60
Tropfen, hängender 54
Trophotaxis 313
trypsinfest 112
Tuberkelbakterienkulturen 72*
Tuberkelerreger, Diaminosäuren 105
—, Nukleoproteide 105
Turgor 82
Tusche, Darstellung der Gallerte durch 91. 94
Tuschepunktmethode 59
Tuscheverfahren 59
Tyrosinase 394

U.

Ulothrix Zonata 22*
Ultramaximale Temperatur 254
Ultramikronen 42
Ultrarote Strahlen, Wirkg. auf Purpurbakterien 310
Ultraviolette Strahlen 301
Umkehr der Bewegung 148
Umsatz 415
Umschaltung des Entwicklungsgangs 185
Unterscheidung v. Bakterien auf Grund der Ernährg. 221
Urbakterien 39. 242
Urease 447
Urobacillus 445
Urobacter 207
Urobacterium 445
— *Beijerinckii* 447
— *erythrogenes* 446
— *Jakschii* 446
Urococcus 445
Urospora 190
— *mirabilis* 616
Urzeugung 38. 39
Utricularia 619

V.

Vakuole 16
Vakuolige Struktur 102
van't Hoffsche Regel 260
Variabilität 212 ff.
—, transgressive 218
Veränderlichkeit der Merkmale 213
Veränderung, sprungweise 232
Vererbung durch d. Sporen 239
—, erworbene Eigenschaften 238
Vererbungsträger 110
Verjüngung vor Sporenbildung 166
Verkalkung 386
Vermehrungsfuß 33
Vermoderung 5
Verwesung 5
Verzweigung, echte 161
—, falsche 161
—, gleitende 161
—, sprossende 161
Vibrio 194. 195*
—, Polarität 164
— *albensis* 195. 409
— *aestuarii* 408
— *balticus* 408
— *cholerae* 143. 195. 294. 295. 296
— —, Futter f. Amöben 302
— —, Geißeln 145. 146
— —, Niveaubildung 318
— —, Plasmolyse 83*
— —, Reizung durch Sublimatspuren 288
— —, Resistenz gegen Alkohol 421
— —, Resistenz geg. Essigsäure 444
Vibrio cholerae, Temperaturansprüche 252
— *desulfuricans* 408
— *Finkleri* 146
— *Fischeri* 408
— *gliscens* 409
— *hydrosulfureus* 408
— *indicus* 408
— *luminosus* 409
— *proteus*, Involutionsformen 215
Vibrionentypus (Atmungsfiguren) 323
Virulenz 293
Volutin 129 f.
— bei *Azotobacter* 502
Vorspore 170
Vulkanisch. Böden, Pionierarbeit darauf 528

W.

Wabenstruktur 102
Wachstum u. Dissimilation, Trennung 396
Wachstumsschnelligkeit 165
Wahlvermögen 345
Wald, *Azotobacter* im Wald 595
Waldseen, Bakterienvegetation 548
Wärmestrahlen, Reizbarkeit durch 310
Wasser, destilliertes, Wirkung 285
Wasserbakterien 281. 547
—, psychrophile 250
Wassergehalt d. Bakterienzelle 345
— des Bodens, Einfluß auf Bakterienzahl 567
Wasserleitungswasser 551
Wasserstoff, anaerobe Verbrennung 458
—, Bildung 458
—, — bei anaerober Atmung 392
Wasserstoffbakterien 453 ff.
Wasserstoffsuperoxyd 301
Wasserwerk, Saloppen- 497
—, Tolkewitzer 497
Wattepfropfen 53
Webersches Reizgesetz 334
Wei, lange 431

Weinblattähnliche Kolonien 223
Weinessigbakterien 440
Weinsäure, formative Wirkung 214 f.
Weinsaure Salze als Reizmittel 313
Weißbier 434
Wenden der Zellachse 139
Wimpertierchen 14
Winterkälte, Wirkung der 255
Witterung 312
Wright-Burrischer Verschluß 277
Wuchsformen, teratologische 194
Wurzelhaare, Eintrittspforte für Knöllchenbakterien 521*

X.

Xanthin löst Bakteroidenbildung aus 528
xerophil 281
Xylose bei Pektinzerlegung 382

Y.

Yoghurt 431

Z.

Zählplattenmethode 561
Zelle 16
Zelle, nackte 16
Zellenstaat 23
Zellfaden, phylogenetisch primäre Form des Bakterienkörpers 246
Zellfamilie 92
Zellhaut 16
—, Dicke 90
—, Löslichkeit 100
—, Nachweis 79 f.
—, Schichtung 91
Zellkern 16
Zellkolonie 23
Zellmembran = Zellhaut
Zellobiose 520
Zellsaft, Zusammensetzung 80
Zellteilung bei Amöben 17
— bei Kugelbakterien 118
— bei Myxobakterien 156
—, Schnelligkeit 33
— bei Spirillen 157
— bei Stäbchen 154 f.
Zellulose 380
— bei Bakterien 99
—, kein Nährstoff f. *Azotobacter* 503
Zellulosezerstörung 379 f.
— im Mist 586
Zellverbände, Abh. v. Außenbedingungen 215
Zentraldruck 89
Zentralkörper 24*. 126. 243
Zink, Reizwirkung 357
Zitronensaure Salze, keine Nährstoffe f. *Azotobacter* 503
Zoogloea 31*. 32
— *ramigera* 95. 549. 550
Zooglöen von Schwefelbakterien 481
— a. d. Wurzelhaube 615
Zucker, Deckung v. Eiweiß durch 352
—, Nährstoff f. *Azotobacter* 503
—, Wirkung auf Nitratbildner 467
Zur 433
zweilang 169
zweipolig begeißelt 145
Zyankalium, Wirkung auf Atmung 290
Zymogene Kugelbakterien 206
Zymotischer Nährstoff 442
Zystophor 201

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen für den Gebrauch in zoologischen, botanischen, medizinischen und landwirtschaftlichen Laboratorien. Von Dr. **Ernst Küster**, Professor an der Universität Bonn. Mit 16 Abbild. 1907. In Leinwand geb. *M.* 7.—

Das Buch gibt eine Anleitung zum Kultivieren aller Arten von Mikroorganismen (Protozoen, Flagellaten, Myzetozoen, Algen, Pilzen, Bakterien), bringt eine Übersicht über die wichtigsten Methoden zu ihrer Gewinnung und Isolierung, behandelt ihre Physiologie, insbesondere die Ernährungsphysiologie, soweit ihre Kenntnis für Anlegen und Behandeln der Kulturen unerläßlich ist, und versucht zu zeigen, in wie mannigfaltiger Weise die Kulturen von Mikroben für das Studium ihrer Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Biologie verwertet werden können und verwertet worden sind.

„Endlich wieder einmal eine Bakteriologie aus der Feder eines Botanikers, es ist dieses ein besonderer Vorzug, da wir seit Zopf, Cohn und Migula wenige botanische Werke über Bakterien in der deutschen Literatur finden. Auch die Reinkultur der niederen Grün-, Blau- und Kieselalgen ist sehr ausgiebig beschrieben. Es ist weniger die Systematik, als die Biologie dieser Organismen berücksichtigt, und dadurch stellt sich das Buch an die Seite von De Bary, dessen letzte Auflage allerdings die Reinkultur noch nicht kannte."
(Zeitschrift für angew. Mikroskopie und klinische Chemie)

„Das Buch besitzt den Vorzug, daß es neben der Besprechung der Bakterien auch die Kultur anderer Mikroorganismen, wie der Myxomyceten, Algen, Pilze und der Protozoen behandelt. Gerade die Methoden der letztgenannten Organismen sind so schwer in der weitverbreiteten biologischen und medizinischen Literatur zu finden. Daher füllt auch das Werk eine fühlbare Lücke aus. Zudem gibt es dem Forscher, der mehr einseitig in ein bestimmtes Gebiet der Organismenwelt eingearbeitet ist, wertvolle Anregungen, die er der Kultur der ihm nicht so gut bekannten Pflanzen- und Tierformen entnehmen kann."
(Zeitschrift für allgemeine Physiologie.)

Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Von **H. S. Jennings.** Deutsch von Dr. E. Mangold. Mit 144 Figuren. 1910. Geh. *M* 9.—, in Leinwand geb. *M.* 11.—

„... Der klare und durchsichtige Aufbau der Gedankengänge, die sorgfältigen Zusammenfassungen in den einzelnen Abschnitten und die ansprechende Darstellung sind geeignet, das Verständnis für eine Reihe komplizierter Fragen nicht nur dem Fachgelehrten näher zu bringen, sondern auch in weitere, naturwissenschaftlich denkende Kreise zu tragen.... Weitere Vorzüge der Darstellung beruhen in der kritischen Abfassung und in der Ausschaltung des spekulativen Moments bei der Besprechung der objektiven Erscheinungen."
(Botanische Zeitung.)

„Es ist gewiß ein Verdienst, daß das schöne Werk Jennings ins Deutsche übertragen wurde, um so einem weiteren wissenschaftlichen Kreise zugänglich zu sein. Zunächst ist das Buch für Zoologen geschrieben, es wird aber sicher dasselbe Interesse auch bei allen Medizinern finden, die sich mit den physiologischen und psychologischen Erscheinungen der kleinsten Lebewesen vertraut machen wollen.... Das Buch bildet so auch eine reiche Anregung zum Studium der vergleichenden Psychologie."
(Münchner Medizinische Wochenschrift.)

Die Fundamente der Entstehung der Arten. Zwei in den Jahren 1842 und 1844 verfaßte Essays. Von **Charles Darwin.** Herausgegeben von seinem Sohn Francis Darwin. Deutsche Übersetzung von Maria Semon. Mit 1 Porträt Charles Darwins und 1 Faksimiletafel. gr. 8. 1911. Geh. *M.* 4.—, in Leinwand geb. *M.* 5.—

„... Mit besonderer Ausführlichkeit beschäftigt sich Darwin in diesem Werke mit den Fragen der Varietätsbildung, der Mutation, Bastardierung, Vererbung usw., Fragen, die trotz des beispiellosen Erfolges seiner Selektionstheorie doch erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit in den Brennpunkt des Interesses gerückt wurden, so daß nicht nur der historisch interessierte Leser, sondern auch der moderne Experimentalforscher, ja überhaupt jeder Naturfreund aus den Fundamenten zur Entstehung der Arten reichste Anregung und Belehrung schöpfen wird. Das Werk stellt eine notwendige Ergänzung zu den anderen Schriften von Charles Darwin dar."
(Zeitschrift für Literatur, Kunst und Wissenschaft.)

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Lebensweise und Organisation. Von Professor Dr. **Paul Deegener**, Privatdozent an der Universität Berlin. Eine Einführung in die Biologie der wirbellosen Tiere. Mit 154 Fig. 1912. Geh. ℳ 5.—, in Leinwand geb. ℳ 6.—

Das vorliegende Buch stellt sich die Aufgabe, den Leser unter beständiger Forderung seiner anschauenden Mitarbeit in das Gebiet der Biologie der wirbellosen Tiere einzuführen, ohne umfassende Kenntnis der organischen Natur vorauszusetzen. Der Leser soll auf Grund der ihm übermittelten Kenntnisse zu der Überzeugung gelangen, daß 1. eine nahe Beziehung zwischen der Gestalt des Tieres und der Art seiner Lebensführung bestehe, daß aber 2. diese Gestalt nicht allein aus der Anpassung an diejenigen Verhältnisse resultiert, unter welchen das Tier heute lebt, sondern daß die Umformung an einen Zustand anknüpfte, der ererbt und seinerseits wieder z. T. der Ausdruck einer bestimmten anderen Art der Lebensführung war. — Das Buch ist von einem bestimmten theoretischen Standpunkt aus geschrieben, ohne doch in einer Theorie zu gipfeln. Es will dem selbstdenkenden Leser Materialien an die Hand geben, ein eigenes, begründetes Urteil zu gewinnen, und enthält sich daher tunlichst breiter theoretischer Darlegungen.

Die Metamorphose der Insekten. Von Prof. Dr. **P. Deegener**, Privatdozent und Assistent am Zoologischen Institut der Universität Berlin. 1909. Steif geh. ℳ 2.—

Die vorliegende Arbeit stellt sich die Aufgabe, das Auftreten eines Puppenstadiums in Abhängigkeit von der Entstehung bestimmt gestalteter Larven zu erklären. Der Unterschied zwischen holometabolen Insekten einerseits und hemimetabolen und epimorphen andrerseits beruht nicht in erster Linie auf dem Vorhandensein eines Puppenstadiums, weil dieses erst durch die besondere Gestaltung der Jugendformen bedingt erscheint. Es werden daher die Jugendformen der holometabolen Insekten mit den übrigen Jugendformen eingehend in Vergleich gestellt und deren genetisches Verhältnis zu ihren Imagines untersucht.

„Es fehlte bisher an einer zusammenfassenden wissenschaftlichen Betrachtung der Insektenmetamorphose von phylogenetischen und allgemein biologischen Gesichtspunkten Der offenbar auf lamarckistischer Basis stehende Berliner Zoologe versteht es, diese Lücke auszufüllen, und zeigt für Forscher eine Menge neuer Fragestellungen."
(Zeitschrift für den Ausbau der Entwicklungslehre.)

Blumen und Insekten ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. Von Dr. **O. von Kirchner**, Professor an der Kgl. Landwirtschaftlichen Anstalt Hohenheim (Württemberg). Mit 2 Tafeln und 159 Abbildungen. 1911. Geh. ℳ 6.60, in Leinw. geb. ℳ 7.50.

„Eine sehr anregende und interessante Bearbeitung des immer wieder aktuellen Themas, wie Blumen und blumenbesuchende Insekten durch die Eigenart der beiderseitigen Organisation aufeinander angewiesen sind . . . Zahlreiche Einzelbilder in 159 Figuren illustrieren wirkungsvoll die oft mit Formenschönheit gepaarte Mannigfaltigkeit in den Bestäubungseinrichtungen der Blüten." **(Gartenflora.)**

„Es fehlte bis heute ein derartiges Werk, welches all die vielen Einzelbeobachtungen kritisch ordnet und zusammenfaßt, und dabei sowohl der botanischen wie der zoologischen Seite gerecht wird. Es handelt sich aber bei dem Kirchnerschen Werk nicht etwa um eine rein kompilatorische Arbeit, sondern der Verfasser hat das meiste selbst geschaut und geprüft, wodurch die Darstellung an Verlässigkeit wie auch an Lebendigkeit sehr gewinnt Zahlreiche instruktive Figuren, meist nach Originalzeichnungen des Verfassers, sind dem vortrefflichen Werke, das sowohl der Zoologe als auch der Botaniker mit Gewinn und Genuß lesen wird, beigegeben." **(Deutsche Literaturzeitung.)**

Die neuere Tierpsychologie. Von Professor Dr. **O. zur Strassen**, Direktor des Senckenbergischen naturhistorischen Museums zu Frankfurt a. M. 1908. Kart. ℳ 2.—

„Die Stärke der Schrift liegt in der zutreffenden Ablehnung der Vermenschlichung des Tierlebens und der Forderung des Prinzips der Sparsamkeit in der Erklärung. Der Verfasser stützt sich in der Hauptsache auf die Theorie Jacques Löbs und bietet eine gute und geschickte Verarbeitung und Verfolgung von dessen Ideen. Psychologisch geschulte Leser werden die Schrift mit größtem Interesse verfolgen." **(Natur und Kultur.)**

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Instinkt und Gewohnheit. Von **C. Lloyd Morgan, F. R. S.**, Prof. der Zoologie am University College in Bristol. Autorisierte deutsche Übersetzung von Maria Semon. Mit einem Titelbild. 1909. Geh. *M* 5.—, in Leinwand geb. *M* 6.—

„Wir lernen in Morgan einen ebenso feinsinnigen Psychologen wie Beobachter, einen kritischen Denker und umsichtigen Experimentator kennen, dazu einen Mann von tiefen Kenntnissen auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte. Seine wohldurchdachten, sorgfältig angelegten und ausgedehnten Beobachtungsreihen sind fesselnd und regen zur Nacheiferung an. Was die Untersuchungen besonders schätzenswert macht, ist der Umstand, daß sie sich auf den dunkelsten Teil der Tierpsychologie, den Instinkt, beziehen."

(**Monatshefte für den naturwissenschaftlichen Unterricht.**)

„Daß dieses in Fachkreisen wohlbekannte und hochgeschätzte englische Werk nunmehr auch dem deutschen Zoologen und Naturfreunde durch die vorliegende Übersetzung erschlossen ist, wird allerorten mit der lebhaftesten Freude begrüßt werden. Und man muß der Übersetzerin um so größeren Dank und um so freudigere Anerkennung zollen, als sie ihre Arbeit mit erstaunlicher Feinheit und bedeutendem Geschick durchgeführt hat. Ein Buch wie dieses Morgansche fehlt merkwürdigerweise in unserer deutschen Literatur vollkommen. Daher zweifeln wir nicht, daß dieser Übersetzung ein großer Erfolg beschieden sein wird; handelt es sich doch hier um ein Buch, welches für den Fachmann eine fesselnde Lektüre, für den Naturfreund einen Quell gediegenster Anregung darstellt."

(**Aus der Natur.**)

Experimentelle Zoologie. Von **Th. Hunt Morgan**, Professor an der Columbia-Universität New York. Deutsche vom Verfasser autorisierte, vermehrte und verbesserte Ausgabe, übersetzt von Helene Rhumbler. Mit zahlreichen Abbildungen und einer farbigen Tafel gr. 8. 1909. Geh. *M* 11.—, in Leinwand geb. *M* 12.—

„... Es ist ein verdienstliches Unternehmen gewesen, dieses Werk uns durch eine deutsche Ausgabe leichter zugänglich gemacht zu haben, zumal da dies in einer Übersetzung geschehen ist, welche sich völlig wie ein Original liest. Hervorgehoben sei an dem Buche selbst besonders die objektive Darstellung, welche die Tatsachen des Experiments in den Vordergrund stellt und die Theorien zurücktreten läßt in Fragen, mit deren erfolgreicher experimenteller Behandlung wir eben erst begonnen haben. Überall treffen wir deshalb auf offene Fragestellung, überall begegnen wir Ausblicken auf ein verlockendes weites Arbeitsgebiet für die Zukunft. Morgans Werk mag mit dazu beitragen, Richtlinien für dieses Weiterarbeiten erkennen zu lassen. Nicht unerwähnt bleiben soll endlich das sehr umfangreiche Literaturverzeichnis, welches in der deutschen Ausgabe bis auf die neueste Zeit weitergeführt ist."

(**Himmel und Erde.**)

„... Das Buch ist streng wissenschaftlich, aber überaus anregend geschrieben und bietet viel des Belehrenden und Interessanten. Es dürfte bei keinem Zoologen fehlen, sei aber auch dem Arzte, Tierarzte und dem praktischen Tierzüchter warm empfohlen, da es sich auch zur Aufgabe gemacht hat, gerade in Züchterkreisen vielfach noch herrschende Irrtümer zu beseitigen. Sein Studium erfordert Vertiefung in den Stoff, bietet aber auch viel Genuß. ..."

(**Kölnische Zeitung.**)

Biologisches Skizzenbuch für die Adria. Von Dr. **A. Steuer**, Professor an der Universität Innsbruck. Mit 80 Abbildungen. [IV u. 82 S.] In Leinwand geb. *M* 2.—

Für das große, internationale Reisepublikum waren die herrlichen österreichischen Küstenländer noch bis vor kurzem vollkommen Neuland. Nur unter den Naturforschern sind sie manch einem längst zur vertrauten „zweiten Heimat" geworden. Angehenden Naturforschern und Naturfreunden im weitesten Sinne, den vielen, die an den Gestaden der Adria zum ersten Male südliches, marines Leben kennen lernen wollen, soll das Büchlein unaufdringliche Mentordienste leisten. Es soll vor allem dem Leser die Frage beantworten: Was kann ich ohne Schwierigkeit auf Spaziergängen am Strande, während des Badens, auf Bootsfahrten und dergl. vom marinen Leben sehen und wie, nach welchen Gesichtspunkten, kann ich es am besten betrachten? So lernt der Leser das Tier- und Pflanzenleben auf den Lagunen, in den Salinen, die Anpassungsformen mariner Organismen an das Leben innerhalb der Brandungszone, ferner markante Fälle von Symbiose und Mimikry beobachten. Wenn auch zunächst für die Adria geschrieben, möchte das Büchlein auch den Naturfreunden an den Küsten des Mittelmeeres überhaupt Begleiter sein, zu verständnisvollem Sammeln und Beobachten Gelegenheit geben.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Einführung in die Biologie zum Gebrauch an höheren Schulen und zum Selbstunterricht. Von Professor Dr. **K. Kraepelin.** 3., verbesserte und erweiterte Auflage. Mit 344 Abbildungen, 5 mehrfarbigen Tafeln und 2 Karten. 1912. In Leinwand geb. ℳ 4.80.

„Auf verhältnismäßig engem Raum ist ein weitschichtiger Stoff mit souveräner Beherrschung unter Beschränkung auf das Wesentliche knapp und doch nicht mager vorgeführt. Jeder, der naturwissenschaftlicher Betrachtungsweise nicht völlig abgeneigt ist, und der die elementaren Vorkenntnisse dazu mitbringt, wird in diesem Buche mit hohem Genuß und Nutzen lesen und zugeben müssen, daß hier in der Tat ein Schatz kostbarer Gedanken übersichtlich ausgebreitet liegt, von dem der Gebildete mehr, als es heute der Fall zu sein pflegt, mit ins Leben hinausnehmen müßte, damit er seine Stellung in der Umwelt begreife zu seinem Nutzen und zu immer sich erneuernder Freude.... Der Verfasser hat sich mit dem Buche den Dank aller verdient." **(Deutsche Literaturzeitung.)**

„... Daher ist auch dieser Leitfaden als ein ganz vorzüglicher zu bezeichnen. Er faßt das Allgemeine vom Leben der Tiere und Pflanzen kurz zusammen und gibt eine Übersicht über die Sinnesphysiologie des Menschen, über die Ethnographie und die Prähistorik. Er zeigt das, was meines Erachtens das Wesentliche für diesen Unterricht auf der Oberstufe wäre, daß nicht eine Fülle neuer Tatsachen den Schülern geboten werden, sondern diese übersichtlich zusammengefaßt und von allgemeinen Gesichtspunkten behandelt werden, dabei aber die physikalischen und chemischen Kenntnisse der Schüler ausgenutzt werden. Wir wollen dem Verfasser dankbar sein, daß er uns ein so gutes Vorbild geliefert hat, wie ein solcher Unterricht zu gestalten ist." **(Monatsschrift für höhere Schulen.)**

Biologisches Praktikum für höhere Schulen. Von Dr. **B. Schmid,** Oberlehrer am Realgymnasium in Zwickau. Mit 75 Abbild. und 9 Tafeln. gr. 8. 1909. Steif geh. ℳ 2.—, in Leinw. geb. ℳ 2.50.

Dieser Leitfaden ist für solche Anstalten bestimmt, die den biologischen Unterricht mit praktischen Übungen verbinden. Der Inhalt erstreckt sich auf das zoologische und botanische Gebiet und berücksichtigt in jedem dieser Teile außer dem anatomischen Bau von Tier und Pflanze auch das physiologische Moment, wenn auch den Verhältnissen entsprechend der pflanzenphysiologische Kursus usw. ungleich weiter ausgedehnt ist als der tierphysiologische. Soweit es angängig, bewegt sich das Buch in einer Art Systematik. Allen Übungsbeispielen ist eine Anleitung nach der rein manuellen Seite hin beigegeben. — Von den zahlreichen Abbildungen, die der Leitfaden aufweist, ist eine Anzahl nach eigens zu diesem Zwecke angefertigten Präparaten gezeichnet worden.

Skizzen und Schemata für den zoologisch-botanischen Unterricht. Zugleich zum Gebrauch für Studenten der Naturwissenschaften. 75 mehrfarbige Tafeln nebst Erläuterungen. Von Dr. **Otto Janson,** Oberlehrer, Leiter des Museums f. Naturkunde in Köln. 1912. In Karton ℳ 10.—

Der Wert des Zeichnens für den naturwissenschaftlichen Unterricht wird heute allgemein anerkannt; es soll nicht nur das Einprägen des zu lernenden Stoffes erleichtern und das Gedächtnis unterstützen, sondern ganz allgemein die Anschauungsfähigkeit des Schülers steigern und seine Handfertigkeit fördern. Im biologischen Unterricht der höheren Schulen ist die Botanik besser daran als die Zoologie; während in jener meist wirkliche Gegenstände als Zeichenobjekte dem Schüler in die Hand gegeben werden können und sollen, ist die Zoologie der Hauptsache nach auf die Abbildung und Vorzeichnung angewiesen und hat es zudem meist noch mit verwickelteren und schwierigeren Organisationsverhältnissen zu tun.

„Dieses ganz ausgezeichnete Werk gibt auf 75 Tafeln eine Unmenge entzückender Skizzen und Zeichnungen, es so jedem Lehrer der Zoologie ermöglichend, Bilder, die in wenigen charakteristischen Linien die Hauptsachen scharf hervorheben, vor den Augen der Schüler an der Wandtafel entstehen zu lassen. Die Übersichtlichkeit ist frappant." **(Lehrerin.)**

Beiträge zur Methodik des biologischen Unterrichts. Gesammelte Abhandlungen Hamburgischer Lehrer. Herausgegeben von **G. R. Pieper,** Seminarlehrer in Hamburg. 1908. Geb. ℳ 1.50.

Die gesteigerte Entfaltung der Naturwissenschaft und ihre wachsende Bedeutung für das Kulturleben der Gegenwart haben auf die Methodik der Biologie einen fördernden Einfluß ausgeübt. An dem Werdegang der Biologiemethodik mitzuarbeiten und zugleich über die wichtigsten modernen methodischen Bestrebungen zu orientieren, ist der Zweck dieses Werkes. Der Inhalt wird in Abhandlungen aus der Feder verschiedener Verfasser dargeboten. Die einzelnen Abschnitte zeigen eine geschlossene Darstellung, so zwar, daß der innere Zusammenhang aller Abschnitte sowie eine gewisse Vollständigkeit angestrebt worden ist. Zahlreiche literarische Hinweise am Schlusse einzelner Artikel dürften dem Leser willkommen sein.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin.

Wissenschaft und Hypothese

Sammlung von Einzeldarstellungen
aus dem Gesamtgebiet der Wissenschaften mit besonderer Berücksichtigung ihrer Grundlagen und Methoden, ihrer Endziele und Anwendungen.

8. In Leinwand geb.

Die Sammlung will die in den verschiedenen Wissensgebieten durch rastlose Arbeit gewonnenen Erkenntnisse von umfassenden Gesichtspunkten aus im Zusammenhang miteinander betrachten. Die Wissenschaften werden in dem Bewußtsein ihres festen Besitzes in ihren Voraussetzungen dargestellt, ihr pulsierendes Leben, ihr Haben, Können und Wollen aufgedeckt. Andererseits aber wird in erster Linie auch auf die durch die Schranken der Sinneswahrnehmung und der Erfahrung überhaupt bedingten Hypothesen hingewiesen.

I. Band: **Wissenschaft und Hypothese.** Von H. Poincaré in Paris. Autorisierte deutsche Ausgabe mit erläuternden Anmerkungen von F. und L. Lindemann in München. 2., verbesserte Auflage. 1906. Geb. M. 4.80.

II. Band: **Der Wert der Wissenschaft.** Von H. Poincaré in Paris. Deutsch von E. und H. Weber in Straßburg i. E. 2. Auflage. 1910. Geb. M. 3.60.

III. Band: **Mythenbildung und Erkenntnis.** Eine Abhandlung über die Grundlagen der Philosophie. Von G. F. Lipps in Leipzig. 1907. Geb. M. 5.—

IV. Band: **Die nichteuklidische Geometrie.** Historisch-kritische Darstellung ihrer Entwicklung. Von R. Bonola in Pavia. Autorisierte deutsche Ausgabe von H. Liebmann in München. Mit 76 Figuren. 1908. Geb. M. 5.—

V. Band: **Ebbe und Flut** sowie verwandte Erscheinungen im Sonnensystem. Von G. H. Darwin in Cambridge. Deutsch von A. Pockels in Braunschweig. Mit einem Einführungswort von G. v. Neumayer in Hamburg. 2. Auflage. Mit 52 Illustrationen. 1911. Geb. M. 8.—

VI. Band: **Das Prinzip der Erhaltung der Energie.** Von M. Planck in Berlin. 2. Aufl. 1908. Geb. M. 6.—

VII. Band: **Grundlagen der Geometrie.** Von D. Hilbert in Göttingen. 3. Auflage. 1909. Geb. M. 6.—

VIII. Band: **Geschichte der Psychologie.** Von O. Klemm in Leipzig. 1911. M. 8.—

IX. Band: **Erkenntnistheoretische Grundzüge der Naturwissenschaften und ihre Beziehungen zum Geistesleben der Gegenwart.** Von P. Volkmann in Königsberg i. P. 2. Auflage. 1910. Geb. M. 6.—

X. Band: **Wissenschaft und Religion in der Philosophie unserer Zeit.** Von É. Boutroux in Paris. Deutsch von E. Weber in Straßburg i. E. 1910. Geb. M. 6.—

XI. Band: **Probleme der Wissenschaft.** Von F. Enriques in Bologna. Deutsch von K. Grelling in Göttingen. 2 Teile. 1910. Geb.
I. Teil: **Wirklichkeit und Logik.** M. 4.— II. Teil: **Die Grundbegriffe der Wissenschaft.** M. 5.—

XII. Band: **Die logischen Grundlagen der exakten Wissenschaften.** Von P. Natorp in Marburg. 1910. Geb. M. 6.60.

XIII. Band: **Pflanzengeographische Wandlungen der deutschen Landschaft.** Von H. Hausrath in Karlsruhe. 1911. Geb. M. 5.—

XIV. Band: **Das Weltproblem vom Standpunkte des relativistischen Positivismus aus.** Historisch-kritisch dargestellt von J. Petzoldt in Charlottenburg. 2., vermehrte Auflage. 1911. Geb. M. 3.—

XV. Band: **Wissenschaft und Wirklichkeit.** Von M. Frischeisen-Köhler in Berlin. 1912. Geb.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Aus Natur und Geisteswelt

Sammlung wissenschaftlich-gemeinverständlicher Darstellungen aus allen Gebieten des Wissens. Jeder Band ist in sich abgeschlossen und einzeln käuflich.

Jeder Band geheftet M. 1.—, in Leinwand gebunden M. 1.25

Auf dem Gebiete der **Naturwissenschaften** sind u. a. erschienen:

Luft, Wasser, Licht und Wärme. Neun Vorträge aus dem Gebiete der Experimental-Chemie. Von Prof. Dr. R. Blochmann. 3. Aufl. Mit 115 Abb. (Bd. 5.)

Das Wasser. Von Privatdoz. Dr. O. Anselmino. Mit 44 Abb. (Bd. 291.)

Natürliche und künstliche Pflanzen- und Tierstoffe. Von Dr. B. Bavink. Mit 7 Fig. (Bd. 187.)

Die Erscheinungen des Lebens. Von Prof. Dr. H. Miehe. Mit 40 Fig. (Bd. 130.)

Abstammungslehre und Darwinismus. Von Prof. Dr. R. Hesse. 3. Aufl. Mit 37 Fig. (Bd. 39.)

Experimentelle Biologie. Von Dr. C. Thesing. Mit Abb. 2 Bde. Band I: Experimentelle Zellforschung. (Bd. 336.) Band II: Regeneration, Selbstverstümmelung und Transplantation. (Bd. 337.)

Einführung in die Biochemie. Von Prof. Dr. W. Löb. (Bd. 352.)

Der Bau des Weltalls. Von Prof. Dr. J. Scheiner. 3. Aufl. Mit 26 Fig. (Bd. 24.)

Das Werden und Vergehen der Pflanzen. Von Prof. Dr. P. Gisevius. Mit 24 Abb. (Bd. 173.)

Unsere wichtigsten Kulturpflanzen (die Getreidegräser). Von Prof. Dr. K. Giesenhagen. 2. Aufl. Mit 38 Fig. (Bd. 10.)

Die fleischfressenden Pflanzen. Von Prof. Dr. A. Wagner. Mit Abb. (Bd. 344.)

Der deutsche Wald. Von Prof. Dr. H. Hausrath. Mit 15 Abb. u. 2 Kart. (Bd. 153.)

Die Pilze. Von Dr. A. Eichinger. Mit 54 Abb. (Bd. 334.)

Weinbau und Weinbereitung. Von Dr. F. Schmitthenner. (Bd. 332.)

Der Obstbau. Von Dr. E. Voges. Mit 13 Abb. (Bd. 107.)

Unsere Blumen und Pflanzen im Zimmer. Von Prof. Dr. U. Dammer. (Bd. 359.)

Unsere Blumen und Pflanzen im Garten. Von Prof. Dr. U. Dammer. (Bd. 360.)

Kolonialbotanik. Von Prof. Dr. F. Tobler. Mit 21 Abb. (Bd. 184.)

Kaffee, Tee, Kakao und die übrigen narkotischen Getränke. Von Prof. Dr. A. Wieler. Mit 24 Abb. u. 1 Karte. (Bd. 132.)

Die Milch und ihre Produkte. Von Dr. A. Reitz. (Bd. 362.)

Die Pflanzenwelt des Mikroskops. Von Bürgerschullehrer E. Neukauf. Mit 100 Abb. (Bd. 181.)

Die Tierwelt des Mikroskops (die Urtiere). Von Prof. Dr. R. Goldschmidt. Mit 39 Abb. (Bd. 160.)

Der Kampf zwischen Mensch und Tier. Von Prof. Dr. K. Eckstein. 2. Aufl. Mit 51 Fig. (Bd. 18.)

Tierkunde. Eine Einführung in die Zoologie. Von weil. Privatdoz. Dr. K. Hennings. Mit 34 Abb. (Bd. 142.)

Vergleichende Anatomie der Sinnesorgane der Wirbeltiere. Von Prof. Dr. W. Lubosch. Mit 107 Abb. (Bd. 282.)

Die Stammesgeschichte unserer Haustiere. Von Prof. Dr. C. Keller. Mit 28 Fig. (Bd. 252.)

Die Fortpflanzung der Tiere. Von Prof. Dr. R. Goldschmidt. Mit 77 Abb. (Bd. 253.)

Deutsches Vogelleben. Von Prof. Dr. A. Voigt. (Bd. 221.)

Vogelzug und Vogelschutz. Von Dr. W. R. Eckardt. Mit 6 Abb. (Bd. 218.)

Korallen und andere gesteinbildende Tiere. Von Prof. Dr. W. May. Mit 455 Abb. (Bd. 231.)

Lebensbedingungen und Verbreitung der Tiere. Von Prof. Dr. O. Maas. Mit 11 Karten u. Abb. (Bd. 139.)

Die Bakterien. Von Prof. Dr. E. Gutzeit. Mit 13 Abb. (Bd. 233.)

Die Welt der Organismen. In Entwicklung und Zusammenhang dargestellt. Von Prof. Dr. K. Lampert. Mit 52 Abb. (Bd. 236.)

Zwiegestalt der Geschlechter in der Tierwelt (Dimorphismus). Von Dr. Fr. Knauer. Mit 37 Fig. (Bd. 148.)

Die Ameisen. Von Dr. Fr. Knauer. Mit 61 Fig. (Bd. 94.)

Das Süßwasser-Plankton. Von Prof. Dr. O. Zacharias. 2. Aufl. Mit 49 Abb. (Bd. 156.)

Meeresforschung und Meeresleben. Von Dr. O. Janson. 2. Aufl. Mit 41 Fig. (Bd. 30.)

Das Aquarium. Von E. W. Schmidt. Mit 15 Fig. (Bd. 335.)

Illustrierte Verzeichnisse umsonst und postfrei vom Verlag.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Die erste moderne Tierbiologie

Tierbau und Tierleben

in ihrem Zusammenhang betrachtet

von

Dr. R. Hesse und **Dr. f. Doflein**

Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin

Professor der Zoologie an der Universität Freiburg i. Br.

2 Bände von je ca. 800 S. Lex.-8. Mit ca. 900 Abbildungen und ca. 35 Tafeln in Schwarz- und Buntdruck und Gravüre nach Originalen von H. Genter, M. Höpfel, E. L. Höß, E. Kißling, W. Kuhnert, C. Merculiano, L. Müller-Mainz, O. Vollrath und den Verfassern.

Geschmackvoll gebunden in **Original-Ganzleinen** je M. 20.—, in **Original-Halbfranz** je M. 22.—

I. Band: **Der Tierkörper als selbständiger Organismus.** Von R. Hesse. Mit 480 Abbildungen und 15 Tafeln. [XVII u. 789 S.] 1910.

II. Band: **Das Tier als Glied des Naturganzen.** Von F. Doflein. [Erscheint Winter 1912.]

Aus der gewaltigen Fülle naturwissenschaftlicher Schriften und Bücher, hervorgerufen durch das in immer weitere Kreise dringende Verlangen nach naturwissenschaftlicher und hauptsächlich biologischer Erkenntnis, ragt das Werk von Hesse und Doflein in mehr als einer Beziehung hervor. Sich nicht auf eine Beschreibung der einzelnen Tiere beschränkend, sondern in meisterhafter Weise das Typische, allen Lebewesen Gemeinsame herausgreifend, schildert es auf Grund der modernsten Forschungsergebnisse die tierische Organisation und Lebensweise, die Entwicklungs-, Fortpflanzungs- und Vererbungsgesetze, die Abhängigkeit der einzelnen Teile vom Gesamtorganismus und wiederum deren Einfluß auf das Ganze, kurz, alle die Fragen, die heute den Forscher wie den interessierten Laien bewegen. Dabei vereinigt das Werk mit unbedingter wissenschaftlicher Zuverlässigkeit eine seltene Klarheit der Sprache, die eine Lektüre desselben für jeden Gebildeten zu einem Genuß gestaltet. Eine große Anzahl künstlerischer Bilder und Tafeln, von ersten Künstlern besonders für das Werk hergestellt, unterstützt den Text, so daß die innere wie äußere Ausstattung als hervorragend bezeichnet werden muß.

Aus den Besprechungen:

„... Der erste Band von R. Hesse liegt jetzt vor, in prächtiger Ausstattung und mit so gediegenem Inhalt, daß wir dem Verfasser für die Bewältigung seiner schwierigen Aufgabe aufrichtig dankbar sind. Jeder Zoologe und jeder Freund der Tierwelt wird dieses Werk mit Vergnügen studieren, denn die moderne zoologische Literatur weist kein Werk auf, welches in dieser großzügigen Weise alle Seiten des tierischen Organismus so eingehend behandelt. Schon ein Überblick über die verschiedenen Kapitel läßt den Reichtum des Inhalts erkennen.... Hesses Werk wird sich bald einen Ehrenplatz in jeder biologischen Bibliothek erobern."

(L. Plate im Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie.)

„... Daneben vermitteln eine große Anzahl von Textfiguren das Verständnis der biologischen Betrachtungen.... Eine reiche Fülle gesicherter wissenschaftlicher Tatsachen ist hier in anschaulichster Weise und bei der zusammenhängenden Betrachtung von Bau und Funktion in neuer interessanter Beleuchtung dargestellt. Zum Beweis dafür, wie weitgehend dem neuesten Standpunkt der Wissenschaft Rechnung getragen ist, sei auf das Kapitel der Vererbung verwiesen.... Besonders sei noch auf den meisterhaft geschriebenen Abschnitt über die Sinnesorgane verwiesen, ein Gebiet, auf dem die Wissenschaft den Spezialarbeiten des Verfassers wichtige Fortschritte verdankt.... Die Lektüre des fesselnd geschriebenen Werkes wird für jeden Freund der Naturwissenschaft ein hoher Genuß sein."

(Die Grenzboten.)

„... Ein in jeder Hinsicht (auch betreffs Ausstattung) ausgezeichnetes Werk. Es vereinigt sachliche, streng wissenschaftliche Behandlung des Gegenstandes mit klarer, jedem, der in rechter Mitarbeit an das Werk herantritt, verständlicher Darstellung. Im theoretischen Teil werden in systematischer Form Begriffe und Terminologien erläutert, die Theorien selbst objektiv und sachlich auseinandergesetzt. Die Fülle der Tatsachen ist logisch und überzeugend verwendet. Nirgends ist poetischen Übertreibungen Raum gegeben. Infolgedessen wird jeder das Buch mit großem Gewinn und trotzdem großem Genuß lesen und Einblick in den Ernst der Wissenschaft gewinnen. Das schöne Werk darf als Muster volkstümlicher Behandlung wissenschaftlicher Probleme bezeichnet werden."

(Literarischer Jahresbericht des Dürerbundes.)

Illustrierter Prospekt umsonst vom Verlag.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Zentralblatt für Zoologie
allgemeine und experimentelle
Biologie

Herausgegeben von Reg.-Rat Professor Dr. A. SCHUBERG
und Professor Dr. H. POLL in Berlin

Vereinigtes

Zoologisches Zentralblatt
begründet von
Reg.-Rat Prof. Dr. A. Schuberg

Zentralbl. f. allg. u. exp. Biologie
begründet von
Prof. Dr. Heinrich Poll

Jährlich 2 Bände zu je 30 Bogen Großoktav. Preis für jeden Band zu je 12 Heften M. 20.—

Von Anfang an war es das Ziel des Zoologischen Zentralblattes gewesen, aus dem weiten Gesamtgebiete der Zoologie über alle jene wissenschaftlichen Schriften zu berichten, deren Inhalt ein über das besondere Einzelgebiet hinausgehendes Interesse darbietet; auch wichtige Arbeiten aus den der Zoologie benachbarten Zweigen des Wissens sollten berücksichtigt werden. Das Zentralblatt für allgemeine und experimentelle Biologie hatte es sich zur Aufgabe gesetzt, die Arbeiten von allgemein biologischem Interesse aus allen Gebieten der Naturlehre zu referieren und die experimentelle Biologie als den jüngsten Zweig der biologischen Wissenschaften mit besonderem Nachdruck zu pflegen. Die Aufgaben, welche beide Blätter sich gestellt haben, berühren daher einander vielfach und sind zum Teil sogar in weitgehendem Maße übereinstimmend. Durch die Vereinigung wird das Gebiet jeder der beiden Zeitschriften nur teilweise erweitert und in erwünschter Weise ergänzt. Anderseits indessen wird es, dank dieser Neuordnung, infolge Fortfallens zahlreicher sonst in beiden Blättern referierter Arbeiten ermöglicht, der großen Masse der literarischen Neuerscheinungen rascher und vollständiger gerecht zu werden.

Die neue Folge der vereinigten Zeitschriften, für deren regelmäßige und rasche Berichterstattung ein großer und bewährter Stab erprobter Mitarbeiter gewonnen ist, wird die nachstehenden Forschungsgebiete berücksichtigen: Allgemeines (Bibliographie, Nomenklatur, Geschichte und Biographie, Lehr- und Handbücher, Nachschlagewerke, Sammelwerke, Naturphilosophie usw.). Allgemeine Morphologie, Phylogenie, Deszendenztheorie. Morphologie der Zelle, Gewebe und Organe. Physiologie der Zelle, Gewebe und Organe. Fortpflanzung. Entwickelung, Regeneration, Transplantation. Vererbung, Variation, Mutation. Oekologie. Verbreitung der Organismen im Raum. Verbreitung der Organismen in der Zeit. Landwirtschaftliche und forstliche Zoologie, Fischerei. Spezielle Zoologie (Protozoen, Mesozoen, Spongien, Coelenteraten, Vermes, Echinodermen, Arthropoden, Mollusken, Tunicaten, Vertebraten, Anthropologie). Die Referate werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache erscheinen.

Außer den regelmäßigen Referaten über die selbständig und periodisch erscheinende Literatur sollen auch, dem gerade herrschenden Interesse der Forschung folgend, über größere Abschnitte des allgemeinen und speziellen Teiles zusammenfassende, kritische Sammelberichte erscheinen, wie dies im Zoologischen Zentralblatt bisher schon geschah.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

ARCHIV FÜR
RASSEN- UND GESELLSCHAFTS-BIOLOGIE
EINSCHLIESSLICH
RASSEN- UND GESELLSCHAFTS-HYGIENE.

Eine deszendenztheoretische Zeitschrift für die Erforschung des Wesens von Rasse und Gesellschaft und ihres gegenseitigen Verhältnisses, für die biologischen Bedingungen ihrer Erhaltung und Entwicklung sowie für die grundlegenden Probleme der Entwicklungslehre.

Herausgegeben von Dr. **A. Ploetz** in Verbindung mit
Dr. **A. Nordenholz** (München), Professor Dr. **L. Plate** (Jena),
Dr. **E. Rüdin** (München) und Dr. **R. Thurnwald** (Berlin).

IX. Jahrgang 1912. Jährlich 6 Hefte zu etwa 8—10 Bogen.
Preis für den Jahrgang M. 20.—

Das Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie will eine deszendenztheoretische Zeitschrift sein „für die Erforschung des Wesens von Rasse und Gesellschaft und ihres gegenseitigen Verhältnisses, für die biologischen Bedingungen ihrer Erhaltung und Entwicklung sowie für die grundlegenden Probleme der Entwicklungslehre". Speziell beim Menschen gehören in die Rassenbiologie alle Betrachtungen über Geburten- und Sterbeziffer, Aus-, Ein- sowie Binnenwanderung und daraus resultierende Veränderungen der Rassen, über Fortpflanzung, Variabilität und Vererbung, über Kampf ums Dasein, Auslese und Panmixie, über wahllose Vernichtung und kontraselektorische Vorgänge, über direkte Umwandlung durch Umgebungseinflüsse, über die Ungleichheit der etwaigen verschiedenen Rassen in bezug auf Entwicklungshöhe, über ihren Kampf ums Dasein gegeneinander sowie über die aus allen diesen Faktoren sich ergebenden Konsequenzen für die Erhaltung und Entwicklung einer Rasse, für die Rassen-Hygiene, mögen sie die einzelnen, die Familie, Gesellschaften oder Staaten betreffen, mit allen ihren Ausstrahlungen auf Moral, Recht und Politik. – Das Phänomen der Gesellschaft ist von dem der Rasse verschieden. Beim Menschen sind Gesellschaft und Rasse zwei vielfach in- und durcheinander geschobene Gruppierungen, die sich gegenseitig stark beeinflussen. Auch die Gesellschaft hat eine biologische Grundlage und baut ihre Funktionen auf die Organtätigkeiten der sie bildenden Individuen auf. Somit muß es auch biologische Bedingungen der Erhaltung und Entwicklung einer Gesellschaft geben, also auch optimale für ihre sicherste Erhaltung und beste Form (Gesellschafts-Hygiene), die ebenfalls noch der wissenschaftlichen Diskussion offen sind. Ausführliche Literaturberichte sowie Notizen über hervorragend wichtige politische und kulturelle Ereignisse und Tendenzen sind jedem Archivheft beigefügt.

Probehefte umsonst und postfrei vom Verlag